Transformisme
et adaptation

DU MEME AUTEUR

LE GÉNIE ET LES THÉORIES DE M. LOMBROSO. 1 vol in-16, 80 p. Paris, Mercure de France, 1908.

LE TRANSFORMISME ET L'EXPÉRIENCE. 1 vol. in-16 de la Nouvelle collection scientifique, 3e édit. 315 p. 12 fig. Paris, Alcan, 1911.

LA TÉRATOGENÈSE, ÉTUDE DES VARIATIONS DE L'ORGANISME. 1 vol. in-16 de l'Encyclopédie scientifique, 361 p., 28 fig. Paris, Doin, 1914.

RECHERCHES SUR L'HÉRÉDITÉ ET LA VARIATION. 1 vol. in-8°, 316 p., 16 fig. Publication du Bulletin biologique, 1919.

L'IMMOBILISATION RÉFLEXE ET L'ACTIVITÉ NORMALE DES ARTHROPODES. 1 vol. in-8° 150 p. Publication du Bulletin biologique, 1919.

L'ADAPTATION ET L'ÉVOLUTION. 1 vol. in-8° de la Bibliothèque de Synthèse scientifique, 284 p., 81 fig. Paris, Chiron, 1922.

ÉLÉMENTS DE BIOLOGIE GÉNÉRALE. 1 vol in-8° de la Bibliothèque de Philosophie contemporaine, 2e édition, 478 p., 57 fig. Paris, Alcan, 1928.

LES PHÉNOMÈNES DE CONVERGENCE EN BIOLOGIE. 1 vol. in-8°, 165 p., 78 fig. Publication du Bulletin biologique, 1925.

J. H. FABRE ET LA SCIENCE. 1 vol in-16, 144 p., 6 fig. et 4 portraits. Paris, Chiron, 1925.

L'ORIENTATION LOINTAINE ET LA RECONNAISSANCE DES LIEUX. 1 vol. in-8°, 112 p., 30 fig. Paris, Alcan, 1927.

LE TRANSFORMISME. 2e édit. 1 vol. in-16, 106 p., 29 fig. Paris, Presses universitaires, 1931.

ZOOLOGIE BIOLOGIQUE. 1 vol. in-8°, 784 p., 455 fig. Paris, Gauthier-Villars, 1932-1934.

PHÉNOMÈNE SOCIAL ET SOCIÉTÉS ANIMALES. 1 vol. in-8° de la Bibliothèque de philosophie contemporaine, 321 p., 34 fig. Paris, Alcan, 1937.

LA MATIÈRE VIVANTE ET L'HÉRÉDITÉ. 1 vol. in-16, 190 p., 24 fig. Les éditions rationalistes, 1937.

L'HÉRÉDITÉ. 1 vol. in-16 de la Collection Armand Colin, 3e édit., 198 p., 34 fig. 1939.

INTRODUCTION AUX SCIENCES BIOLOGIQUES. 1 vol. in-16 de la Collection Armand Colin, 214 p., 52 fig. 1941.

Bibliothèque de Philosophie scientifique
Directeur : Paul Gaultier, de l'Institut

Etienne RABAUD
Professeur à la Faculté des Sciences de Paris

Transformisme et adaptation

51 ILLUSTRATIONS

FLAMMARION
26, rue Racine, Paris

Printed in France

PRÉFACE

Voici longtemps que l'on parle d'une « crise » du Transformisme. Félix Le Dantec lui a, naguère, consacré un volume. A l'heure actuelle certains esprits pensent que la crise s'est dénouée en « faillite », et l'on tient les « derniers transformistes » pour des gens attardés dans des pensers fort désuets : l'idée transformiste serait du nombre des idées périmées.

Il faudrait, tout de même, s'entendre. Le Transformisme est-il une théorie scientifique ou une doctrine métaphysique ? Les doctrines vieillissent, car les faits qui les soutiennent sont des faits imaginaires touchant plus au sentiment qu'à la recherche méthodique. Les théories scientifiques se transforment sous la poussée des faits. Rien n'est plus remarquable, à cet égard, que les théories de la lumière. On aurait pu, alternativement, proclamer la « faillite » de l'une et l'autre des deux théories en présence ; et voici que toutes deux se rejoignent et fusionnent.

Le Transformisme est une théorie scientifique. Mais l'on ne saurait s'étonner que la genèse du monde vivant soulève des controverses. Les phénomènes qui se manifestent laissent soupçonner un jeu d'influences infiniment nombreuses ; et devant les difficultés de la recherche, les naturalistes, au gré de leurs tendances, n'attribuent pas tous, aux mêmes faits, la même importance.

Certains tiennent compte de faits sentimentaux, que d'autres refusent de placer sur le même plan que les faits positifs. Deux thèses principales s'opposent : créations spéciales et transformations. Il faut reconnaître qu'aucune des deux n'apporte une interprétation sans lacunes.

L'insuffisance du créationnisme est notoire. Sa position est incertaine. Il se place en marge de la recherche scientifique, en dehors du contrôle expérimental. Pourtant, il n'échappe pas à l'obligation de céder à la pression de l'évidence. Il admet la possibilité de variations, mais dans un cadre limité ; il ne repousse pas l' « évolution », mais sa concession est plus apparente que réelle. L' « évolution » devrait s'entendre dans son sens étymologique, comme l'extériorisation de caractères préformés, simple renouveau du vieux système de l'emboîtement des germes, associé à la finalité. Cet accord verbal ne laisse pas moins le créationnisme en dehors du domaine scientifique, dans les régions du sentiment et de la rêverie. On pourrait donc ne pas s'attarder à son sujet. Cependant, on ne doit pas négliger l'influence délétère d'une doctrine sur les progrès de la recherche. L'idée d'évolution, au sens transformiste, a provoqué un bel ensemble de recherches, dans des directions très variées ; il ne faudrait pas qu'une force d'arrêt fasse de cet ensemble une simple collection de faits, et le rende ainsi stérile.

Les conceptions proprement transformistes, la plupart tout au moins, s'abandonnent plus complètement aux données de l'expérience et de l'observation. Et si ces données ne leur fournissent pas les éléments d'une démonstration sans réplique, du moins en tirent-elles la conviction raisonnée que le monde vivant procède de transformations véritables : l'évolution n'est pas un déroulement de formes préexistantes ; elle est une succession d'organismes divers, dérivant les uns des autres sous certaines conditions.

D'où vient alors le désaccord qui sépare les concep-

tions transformistes ? d'où vient qu'elles ne fusionnent pas en une théorie unique, qui soit plus qu'une hypothèse, qui soit une traduction très approchée de la réalité ?

Le désaccord provient d'une faiblesse fondamentale qui les livre à l'influence d'une imagination non contrôlée, au jeu de préférences sentimentales qui altère la valeur réelle des faits. La faiblesse est dans la méthode mise en œuvre. Négligeant le principe essentiel de la recherche scientifique, qui est de rassembler tous les faits, d'envisager un problème sous toutes ses faces, diverses conceptions transformistes reposent, avant tout, sur l'interprétation des formes. Elles admettent que l'organisme entier se résume dans sa *morphologie* ; elles croient que la morphologie donne une vision claire du passé, qu'elle détermine le mode d'activité, qu'elle s'harmonise au mieux avec l'habitat, avec les moyens d'existence créés par l'environnement. De ce point de vue, « conditions d'existence » signifie, non pas la nature des éléments de la nutrition, la composition de l'atmosphère et les multiples influences du milieu extérieur, mais le fait d'habiter sur terre, dans l'air, dans l'eau, sous terre ou dans un autre organisme, de mener, en somme, un certain genre de vie. La conformation des organes et leur fonctionnement s'ajusteraient donc, *s'adapteraient*, à des « conditions d'existence » étroitement comprises.

Attribuer pareille importance à un seul des aspects des organismes vivants est, sans conteste, une erreur fondamentale. Avant d'affirmer certains rapports, la prudence élémentaire commande de s'assurer que ces rapports existent. A cet égard, la preuve de la précellence de la morphologie reste entièrement à faire ; elle n'est, pour l'instant, qu'un postulat que tout contredit. L'étude d'un être vivant quelconque montre à l'évidence que sa forme extérieure et celle de ses organes ne sont qu'un aspect de cet être. Le fonctionnement des parties, l'habitat, la façon de se comporter, tout ce qui touche aux mœurs sont d'autres aspects qui ont, chacun pris à

part, une égale importance. Certes, nul ne songe à négliger la morphologie, à la tenir pour accessoire ; mais il importe de comprendre que sa valeur intrinsèque ne dépasse pas celle du fonctionnement, de l'écologie, du comportement et de l'éthologie. Aucune de ces manifestations vitales ne tient les autres sous son contrôle ; toutes traduisent, au même titre, l'état constitutionnel, d'ordre physico-chimique, de l'être considéré.

Le postulat morphologique n'est pas seulement le produit d'une erreur de méthode, il prolonge cette erreur et aggrave ses effets ; il crée d'autres postulats et, finalement, fausse les interprétations. L'un des arguments qui ont servi d'appui à l'idée transformiste est la possibilité de mettre en série diverses formes fossiles et actuelles, de façon à passer, par transition, de la première à la dernière. Sans doute, le sens de la mise en série est-il suggéré par les données stratigraphiques, l'opération n'en est pas moins arbitraire ; elle implique que les êtres envisagés descendent les uns des autres en ligne directe et continue, tout en se modifiant dans un sens déterminé. Or, on conçoit aussi bien que ces mêmes espèces se détachent en divergeant d'une souche commune. L'exemple du pied des Equidés allant, de réduction en réduction, d'un type à 5 doigts au type actuel à un doigt est classique.

Dans l'esprit des morphologistes, la mise en série linéaire correspondrait à la marche même d'une adaptation progressive à un certain mode d'existence. Aussitôt naît l'idée de caractères « primitifs » et de caractères « adaptatifs ». L'idée prend corps et, peu à peu, d'un auteur à l'autre, acquiert la valeur d'un fait indiscutable. Désormais, comparant entre elles des formes *actuelles*, sur l'ascendance desquelles tout renseignement sûr fait défaut, les naturalistes décident du « primitif » ou de l' « adaptatif », sans posséder le moindre élément de preuve. Assurément, les particularités morphologiques ne sont pas toutes également anciennes ; l'idée

même de transformisme implique que toutes procèdent de particularités plus anciennes, surtout quand il s'agit d'organisations aussi compliquées que celles de la plupart des animaux. Les plus anciennes sont tout aussi « adaptatives » que les récentes, quel que soit le sens attribué à ce mot ; mais nous ne possédons guère de moyens pour discerner l'âge relatif des unes et des autres. Le postulat n'en est pas moins solidement établi à demeure.

Un autre est né de la nécessité d'expliquer comment les transformations subies par les êtres vivants, et leur ajustement prétendu à la manière de vivre, passent d'une génération à l'autre. C'est celui de l'hérédité des caractères acquis. Fortement établi, il résiste à toutes les démonstrations, aux expériences les plus décisives. Chacun en fait état comme d'une vérité reconnue.

L'idée transformiste vit ainsi, appuyée sur un échafaudage fragile, illusoire devrait-on dire, traînant avec elle une série de notions et de principes arbitraires ; même, et sans y prendre garde, elle associe à ses interprétations le principe le plus contraire à toute recherche scientifique, le principe de finalité.

Les conséquences de l'erreur de méthode sont donc particulièrement graves. Toutes les discussions qui faussent l'étude des sciences biologiques en dérivent très directement. Le problème essentiel, objet des discussions, consiste justement à préciser la signification des formes dans leurs rapports avec l'environnement, à établir avec exactitude la valeur relative de ces formes dans l'ensemble des manifestations vitales. Ce problème résolu, la conclusion s'en dégage clairement, et le transformisme en découle, épuré, débarrassé de notions encombrantes. Il apparaît alors, ce qu'il n'aurait jamais dû cesser d'être, le seul guide sûr pour toute interprétation des phénomènes vitaux.

Mais il faut, pour cela, l'appuyer sur une méthode

rigoureuse qui enlève aux spéculations des Sciences biologiques l'aspect qu'elles revêtent trop souvent, l'aspect d'un roman curieux et sans vérité. Par là même, apparaîtra leur haute importance pour la formation de l'esprit.

E. R.

Paris, 11 avril 1941.

Transformisme et adaptation

CHAPITRE PREMIER

LA MATIÈRE VIVANTE

1. *Origine et constitution de la matière vivante.*

Le problème de l'origine et de la genèse du monde vivant s'introduisit sans doute, dans les préoccupations humaines, avec les premières manifestations d'une pensée lucide. Plus ou moins obscurément conçue, s'imposa la seule solution en accord avec l'apparence la plus immédiate des phénomènes terrestres : la solution mystique. Elle répondait à la perception superficielle des faits ; particulièrement apaisante, elle dispensait de tout effort d'analyse.

Qu'elle fut, durant des siècles, la seule possible, on l'admet volontiers. Mais, à mesure que la curiosité s'éveille et se développe, de la gangue mystique elle-même les éléments d'une conception rationnelle tendent à se dégager. L'idée que la matière vivante naît de l'inerte se retrouve, en effet, clairement exprimée, dans les plus anciens documents écrits, issus de traditions lointaines. Peu importe la nature que ces traditions attribuent aux influences qui transforment l'inerte en vivant : l'essentiel demeure, qui amorce le développement d'une investigation méthodique, capable d'établir solidement une interprétation sur des faits bien observés.

Dire, à l'heure actuelle, que toute étude relative aux êtres vivants implique une connaissance préalable de la

matière dont ils sont faits revient, ce semble, à exprimer un truisme. D'aucuns, pourtant, négligent cette élémentaire précaution et croient avoir, pour cela, d'excellentes raisons. Certes, la matière vivante — le protoplasme — est infiniment complexe dans sa constitution, dans sa structure et dans ses propriétés ; nous la connaissons encore de façon fort insuffisante. Souvent, sa complexité apparaît comme un mystère inaccessible ; ses manifestations donnent l'illusion d'une énigme, d'un prodige qui défie toute analyse. Les faits d'ordre physique et chimique mis en évidence par les travaux contemporains n'atteindraient pas, assure-t-on, le centre de la question, le phénomène vital lui-même : un hiatus infranchissable le séparerait des phénomènes courants de la matière inerte.

Faut-il accepter cette attitude d'abandon ? En vérité, rien ne doit détourner de l'étude directe des faits ; aucune hypothèse prenant allure de croyance, aucune affirmation étrangère aux constatations positives ne doit tenter de faire obstacle à la recherche indépendante de toute idée préconçue.

Nous partons d'une donnée précise et sûre : la matière vivante ne renferme aucun élément qui lui soit propre ; tous ses constituants lui sont communs avec la matière inerte. Et les états physico-chimiques sous lesquels les éléments s'associent ne diffèrent pas non plus des états sous lesquels se présente la matière inerte. L'état colloïdal, notamment, dont l'importance paraît grande dans le jeu des phénomènes vitaux, n'est pas spécial au protoplasme. Ce qui distingue essentiellement celui-ci, ce qui fait son caractère propre, réside dans la complexité de sa constitution et de sa structure. Encore convient-il de remarquer que, là encore, il s'agit d'une différence de degré : constitution et structure, moins complexes certes, mais comparables, caractérisent certaines subtances inertes.

Dès lors, la conclusion découle d'elle-même, indiscu-

table et indiscutée : matière vivante et matière inerte ne sont pas irréductibles l'une à l'autre, la première émane de la seconde. Et même, en toute vérité, ne faudrait-il pas dire que la première est une manière d'être de la seconde ?

Pour certains esprits, toutefois, une question reste en suspens : étant admis que, du point de vue physico-chimique, une simple différence de structure et de complexité sépare les deux matières, une autre différence, essentielle celle-ci, n'établirait-elle pas une opposition, un hiatus irréductible ? Cette différence ne résiderait-elle pas dans un principe immatériel, dans un « souffle », quel que soit le nom qu'on lui donne, qui animerait la matière et lui donnerait le mouvement avec la vie ?

Dès que l'on aborde la question de ce biais, toute discussion devient sans objet. Les faits imaginaires, qu'une croyance métaphysique apporte avec elle, s'ajoutent ou se substituent aux faits positifs. Dérivant du pur sentiment, partant de la conclusion même vers laquelle ils tendent, ils perdent tout contact avec la réalité sensible : on ne saurait, ici, en tenir compte. Ce sont deux méthodes qui s'affrontent ; et s'affrontent, par suite, les conceptions qu'elles engendrent : mais l'ampleur des vues où mène la méthode expérimentale transcende, et de très haut, celles où mène la rêverie sentimentale.

Force nous est, pour aboutir à un résultat utile, de nous en tenir aux données issues de la recherche directe et impartiale. Que ces données soient encore insuffisantes, qui le nie ? mais qu'elles projettent déjà sur le problème une certaine clarté, comment le nierait-on ? Rien ne doit nous détourner de la récolte des faits positifs, de leur mise en ordre et de leur interprétation rationnelles. Gardons nos croyances pour un autre usage, ne les confondons pas avec ces « hypothèses de travail », que trop souvent, sans autre informé, l'on tient pour des faits acquis.

Prenons donc la matière vivante en tant qu'objet d'analyse. Dire qu'elle se compose d'Azote, de Carbone, d'Hydrogène et d'Oxygène auxquels s'ajoutent Phosphore, Soufre, Calcium, Magnésium et une longue série d'autres corps, ne donne d'elle aucune idée précise. Ce premier résultat de l'analyse élémentaire souligne, simplement, que nul de ces corps n'appartient en propre au protoplasme ; et cette identité fondamentale conduit à admettre, comme un fait, que la matière vivante tire exclusivement son origine des matériaux qui forment le milieu terrestre.

Ces matériaux divers s'associent, non pas à la manière d'un mélange où chacun garde son autonomie, mais en combinaisons véritables. Les composés qu'ils forment sont les constituants fondamentaux de la matière vivante. Ils se répartissent en trois groupes principaux, protides, lipides et glucides. Tout en se diversifiant, pour ainsi dire à l'infini, chacun d'eux renferme des éléments constants qui font sa caractéristique propre. Le phosphore, par exemple, uni au groupement d'Azote × Hydrogène × Oxygène × Carbone donne les nucléo-protéides, qui jouent, dans les manifestations vitales, un rôle essentiel. Le phosphore donne, en outre, leur allure propre aux lipides complexes.

A ces composés s'ajoute l'eau, elle aussi indispensable aux manifestations vitales. Dans l'eau, le protoplasme se disperse en fines particules, les micelles, de grosseur variable et prend l'état colloïdal. Fortement attirées par l'eau et unies à elle, les micelles s'attirent les unes les autres. Elles forment ainsi un système colloïdal, à la fois extrêmement complexe et extrêmement sensible aux influences du dehors. Animées d'un mouvement continu, ces micelles glissent les unes sur les autres. Ce mouvement traduit les transformations constantes que provoque l'arrivée des substances venues du dehors et les interactions physico-chimiques qui en résultent. D'ailleurs, l'intensité des interactions est en grande partie

liée à la quantité d'eau, variable au gré de circonstances diverses.

La liaison qui unit les divers composants, l'eau y compris, est fort étroite. Ils dépendent les uns des autres; en constante interaction, chacun d'eux exerce son influence sur tous ; par suite, sur chacun d'eux, s'exerce l'influence de l'ensemble. La disparition d'un seul ou sa réduction en deçà d'une certaine limite change le résultat, risque même d'arrêter toute activité. Cette liaison et cette interaction se manifestent notamment par la constance des proportions relatives des divers constituants de la matière vivante. L'analyse chimique révèle, comme Mayer et Schaeffer l'ont mis en lumière, que ces constituants oscillent autour d'une moyenne : aux variations quantitatives de l'un correspond une variation quantitative des autres.

Il est possible de se rendre compte de la complexité de la matière vivante par l'examen d'un fragment. On sait que, sous son apparence la plus simple, elle se présente habituellement comme un globule de forme variable, la *cellule*. A première vue, on aperçoit deux parties distinctes, le corps de la cellule ou *cytoplasme*, entourant le *noyau*. La composition du noyau diffère de celle du cytoplasme, notamment par la présence de phosphore. Mais ce n'est pas tout. Cytoplasme et noyau sont, tous deux, également complexes. On le constate en examinant la cellule au moyen d'un colorant. Celui-ci ne donne pas une teinte uniforme, ce qui signifie qu'il n'imprègne pas également les divers composants ; les uns sont fortement colorés, les autres le sont peu ou ne le sont pas. Ce sont des corpuscules, de formes variées, dispersés sans ordre apparent ou régulièrement groupés. Tous possèdent, bien entendu, les propriétés fondamentales de la matière vivante ; mais tous ne les manifestent pas avec la même intensité. On s'en rend compte en observant des organismes dont la structure affecte celle d'une unique cellule, tels des Infusoires. La sensibilité, la contractilité, par

exemple, la seconde surtout, sont plus ou moins localisées — *différenciées*. C'est ainsi que le *Stentor* renferme des chapelets de grains disposés en lignes parallèles qui correspondent à des éléments plus particulièrement contractiles. Il faut ajouter que toute cellule renferme des enclaves de produits inertes résultant de son activité propre.

Le procédé des colorants ne donne qu'une image très incomplète de la complexité de la matière vivante. Toutefois, il indique clairement que, si étroitement unis soient-ils, les composants du protoplasme ne sont pas régulièrement répartis les uns par rapport aux autres. Cette *différenciation* initiale se traduit de diverses manières, tout spécialement au cours du développement des œufs. D'une façon souvent très précoce, les cellules issues de la division de l'œuf — la segmentation — diffèrent les unes des autres par leur contenu. Bien entendu, les propriétés fondamentales appartiennent à toutes les cellules — tels, la contractilité, la sensibilité, l'assimilation, etc. ; la différenciation n'est qu'une sorte de prépondérance de telle ou telle de ces propriétés, qui n'exclut pas l'ensemble des autres.

On n'insistera jamais assez sur la notion générale qui se dégage, dans l'état actuel de nos connaissances, de la constitution et de la structure de la matière vivante. Quel que soit l'aspect sous lequel elle se présente, une masse de protoplasme forme, fonctionnellement, un tout ; rien ne se passe en un point quelconque de la masse qui ne retentisse sur l'ensemble. De plus, il faut se convaincre que les réactions de cette masse avec le milieu ne sont pas en nombre indéfini. Cette masse a des affinités bien déterminées ; elle ne réagit pas d'une façon quelconque à une influence quelconque. Si variées soient-elles, les réactions sont en nombre limité ; il importe de ne pas l'oublier.

2. *La genèse de la matière vivante et le complexe organisme × milieu.*

Ce que nous retiendrons et qui est essentiel, c'est que le protoplasme conserve, avec son milieu d'origine, des relations étroites et incessantes. Certes, nulle substance ne s'isole du milieu dont elle fait partie et ne cesse de réagir à son contact. Mais les réactions du protoplasme sont particulièrement actives et s'effectuent suivant un mode peu commun. La caractéristique propre du protoplasme, en effet, est son instabilité sous une apparente stabilité : constamment il se disloque, et constamment l'énergie que libère cette dislocation détermine, aux dépens de matériaux pris au dehors, la combinaison de particules nouvelles de protoplasme, qui s'intègrent au résidu de la masse initiale. Ainsi s'établit un incessant va-et-vient de particules qui se détruisent et de particules qui se forment, un perpétuel *échange* de la matière vivante avec son milieu.

C'est ce mouvement, fait de processus multiples et divers, c'est cet ensemble de mutations énergétiques puissantes, se manifestant de bien des manières, qui constitue le *phénomène vital* proprement dit. Là est, évidemment, l' « énigme » qui fait sur chacun de nous une forte impression. A l'évoquer, beaucoup perdent tout sens critique : ils ne voient plus que, si complexes soient-ils, les processus qui font le phénomène sont, exclusivement, d'ordre physico-chimique. L' « énigme » ne réside donc pas dans leur nature ; elle réside, bien plutôt, dans les moyens techniques à mettre en œuvre pour pousser l'analyse à fond et réussir la synthèse. Imaginer une quelconque entéléchie n'aidera nullement à avancer dans cette étude particulièrement ardue. Car les vues imaginaires issues de notre ignorance ont pour effet immédiat de favoriser la renonciation à la recherche.

Libre à chacun de donner à ce phénomène le nom qui répond à ses sentiments ; le nom n'ajoutera rien : le phénomène reste ce mouvement de dislocation (désassimilation) et de reconstruction (assimilation) immédiatement perceptible aux sens, seul directement lié aux faits.

Sans doute, notre analyse ne saisit-elle pas encore les processus dans leur totalité. Le phénomène vital évoque un enchevêtrement complexe d'interactions physico-chimiques que nous pénétrons lentement et à travers de très grandes difficultés. L'ensemble de ces processus, généralement désigné par le nom de *métabolisme*, implique l'intervention d'une quantité d'énergie extrêmement considérable. Et mieux vaut se garder d'explications simplistes.

Ce que nous voyons, et qui importe avant tout, c'est que ce métabolisme met en pleine évidence l'interdépendance inéluctable des corps vivants et des composants du milieu extérieur : les produits de désassimilation reviennent dans le milieu et le milieu fournit les matériaux de l'assimilation. Pour mieux dire, le protoplasme, émané du milieu, continue de lui appartenir ; avec lui il forme un complexe, le *complexe organisme* × *milieu* : notion de première importance, que doit avoir constamment à l'esprit quiconque se penche sur l'étude des phénomènes vitaux.

Bien comprise, cette notion porte à penser que les premières masses de matière vivante se sont précisément constituées sous des actions énergétiques très puissantes, certaines conditions étant données. Sur ces conditions, nous ne disposons que de données hypothétiques, mais qui ne sont pas dénuées de fondement. Ce que nous savons actuellement de la structure interne du globe terrestre fournit des indications sur la composition des atmosphères qui l'ont successivement entouré. Ces indications, à leur tour, permettent de comprendre comment le protoplasme s'est dégagé du milieu, tout en de-

meurant avec lui en étroite liaison (1). La synthèse ne s'est pas effectuée brusquement et par une sorte de miracle ; elle s'est effectuée par étapes, corrélativement aux modifications que subissait l'atmosphère. Celui-ci, après la condensation des océans, se composait d'azote, d'acide carbonique, de vapeur d'eau et de gaz rares et ne renfermait pas d'oxygène; il était particulièrement transparent à certaines radiations ultra-violettes. Ces conditions étaient favorables à la synthèse de l'aldéhyde formique. On conçoit que des réactions de polymérisation aient transformé cet aldéhyde en hydrates de carbone de complexité croissante, sur lesquels l'électricité atmosphérique a pu fixer l'azote : désormais des masses de matière organique, endothermique et colloïdale, existaient. A ces masses se sont adjoints d'autres corps, notamment le phosphore, le soufre, le fer, le manganèse. L'adjonction du phosphore fut particulièrement décisive en créant la substance nucléaire dont la présence fait, de la matière organique, la matière organisée.

Ces conditions, simultanées et successives, ne se sont pas trouvées réunies de façon fugitive ; elles étaient les conditions normales, en tous points ; elles allaient se modifiant. Il ne s'agit donc pas d'un phénomène local où, par un accident merveilleux et non renouvelé, la vie serait née. L'ensemble des conditions essentielles paraît avoir été suffisamment étendu pour que la synthèse du protoplasme ait eu lieu en des points nombreux et divers. Une chose est sûre : ces conditions appartiennent exclusivement aux influences multiples qui se dégagent du milieu.

La notion de complexe organisme × milieu renferme une autre indication, et non moins essentielle. Elle exprime que, à tout instant, le résultat du métabolisme dépend, à la fois, de la constitution du protoplasme et

(1) E. DESQUIN et A. DAUVILLIER, Sur l'origine de la vie. *C. R. Acad. Sc.*, t. 208, p. 294, 1939.

de la nature des composants du milieu à l'instant considéré. En conséquence, toute modification, qualitative ou quantitative. des composants du milieu retentira sur les échanges : ou bien ces échanges s'effectueront dans des conditions favorables et l'assimilation compensera, dépassera même, la désassimilation (métabolisme anabolique), ou bien la désassimilation l'emportera sur l'assimilation (métabolisme catabolique) et le protoplasme tendra vers la destruction totale. Quant aux échanges anaboliques, suivant les conditions, ils donneront un nouveau protoplasme semblable au protoplasme initial ou différent de lui. En cette dernière occurrence s'établit une variation, passagère ou durable. Nous allons y revenir.

3. *La pluralité des protoplasmes et la spécificité des états constitutionnels.*

Ce n'est pas tout encore. Quand nous parlons de matière vivante, nous envisageons l'ensemble des organismes, comme si les propriétés générales que nous connaissons se manifestaient, chez tous, de la même manière ; comme si tous, outre les constituants fondamentaux, possédaient les mêmes constituants secondaires ; comme si tous, par suite, manifestaient exactement les mêmes particularités. Evidemment, tous les êtres ont en commun les propriétés essentielles ; pour tous, les sources du métabolisme sont les mêmes ; ils ont donc, tous, des réactions très comparables. Mais la diversité des conditions dans lesquelles ce métabolisme s'effectue, bien que demeurant anabolique, conduit à constater que les propriétés fondamentales, caractéristiques du phénomène vital, se manifestent suivant des modalités très diverses. Et, en effet, entre les êtres existent des différences assez grandes, qui se traduisent par les réactions aux excitants du dehors, aussi bien que par l'appa-

rence extérieure. Cela revient à dire que la matière vivante n'est pas une.

Pour être dans le vrai, il faut considérer, non pas *une* matière vivante — un protoplasme — mais des protoplasmes. Bien sûr, de l'un à l'autre, la constitution fondamentale est essentiellement comparable et les différences qui les séparent ne sont pas toujours considérables ; elles n'en existent pas moins, et il faut en dégager la signification.

Rien n'est plus expressif, à cet égard, que la différence qui oppose le protoplasme de la plupart des plantes au protoplasme animal. Le premier se reconstitue à partir d'éléments relativement simples, directement pris à l'extérieur ; le second, au contraire, prend à l'extérieur des substances organisées complexes ; il les « digère », c'est-à-dire qu'il les ramène à des éléments moins complexes, qui sont les matériaux de sa reconstruction. Entre ces deux protoplasmes la distance paraît fort grande. Sans doute, la démarcation n'est-elle pas absolue ; sans doute, connaît-on des modes de nutrition en quelque mesure transitionnels ; aux extrêmes, toutefois, l'opposition est très marquée.

Au surplus, parmi les plantes comme parmi les animaux, les résultats du métabolisme indiquent des modes d'activité fort divers. On les constate chez les êtres les plus simples. Les Diatomées, Algues unicellulaires, prélèvent dans le milieu de la silice en abondance, qui imprègne leur membrane d'enveloppe ; tandis que d'autres Algues, avec une abondance comparable, prélèvent du calcaire. Parmi les Eponges, également, les unes utilisent le calcaire et d'autres la silice. Et cette opposition des deux minéraux implique, sans conteste, deux métabolismes fort distincts. Parmi les animaux, la créatine et l'arginine, composés azotés dérivés tous deux de la guanidine, caractérisent plus spécialement l'une les Vertébrés, l'autre les Invertébrés, tandis qu'elles coexistent chez de très rares espèces d'Inver-

tébrés, et qu'elles manquent chez un certain nombre de Protozoaires. Ces particularités différentielles ne sont d'ailleurs pas les seules. Sans insister à leur sujet, il convient d'ajouter que des différences, indubitables quoique très légères, séparent les individus issus d'une même souche.

Dès lors, une question se pose : profondes ou de faible importance, les différences constatées ont-elles une égale valeur ? et quelles qu'elles soient, d'où proviennent-elles ? Sont-elles originelles ? Faut-il penser que tous les types de protoplasme sont nés de manière indépendante, chacun possédant dès l'abord sa constitution propre et l'ensemble de ses caractères distinctifs ? Faut-il penser, au contraire, que cette multitude d'états constitutionnels dérive de masses initiales de constitution uniforme, par une série continue de variations ?

Les deux termes de l'alternative correspondent chacun, sans doute, à la vérité. A lui seul, le fait de particularités différentielles entre individus appartenant à une même souche fournit une indication formelle. Certes, ces particularités sont souvent liées à l'individu sur lequel on les observe et disparaissent avec lui. Mais, parfois elles sont héréditaires et caractérisent une lignée. On connaît, par exemple, des Hommes qui possèdent 6 doigts à chaque main. Ce peut être, pour certains, une variation superficielle qui ne reparaît pas dans la descendance ; c'est, pour d'autres, une conformation héréditaire : il existe des familles de sexdigitaires. Force est bien d'admettre que ces familles descendent d'individus normaux, quant au nombre des doigts. A un moment donné, sous une influence inconnue, une variation s'est donc produite dans l'état constitutionnel des ascendants, qui s'est manifestée par l'apparition d'un sixième doigt.

Des faits analogues ne sont pas exceptionnels, aussi bien chez les Hommes que chez les bêtes et les plantes. Les modifications observées sont, quant à l'apparence extérieure, d'amplitudes très diverses. Ce nous est une

raison d'admettre qu'il s'agit là d'un processus normal et, pourrait-on dire, courant, qui a eu et qui a pour effet de diversifier les formes vivantes. La constatation est importante et doit être retenue.

Mais il ne s'ensuit pas que le monde vivant tout entier, dans son étonnante diversité, provienne d'une masse primitive de protoplasme, dispersée à la surface du globe et partout comparable à elle-même. Les premiers transformistes adoptaient cette hypothèse. C'est d'elle que procèdent les arbres généalogiques monophylétiques dressés par Haeckel et ses successeurs. L'hypothèse n'est pas invraisemblable ; mais elle n'est pas la seule possible, ni la plus probable. Si mal informés soyons-nous au sujet des conditions d'où résulte la matière vivante, nous venons de voir qu'elles n'ont pu être fugitives et, en quelque sorte, accidentelles ; qu'elles ne se sont pas rencontrées dans une région privilégiée, mais qu'elles s'étendaient tout autour de la terre.

D'une région à l'autre ces conditions étaient-elles identiques à elles-mêmes ? Les premières synthèses une fois effectuées, quelques différences légères n'ont-elles pas influencé les processus de polymérisation ? la répartition du phosphore, du soufre, du fer, du manganèse, etc., fut-elle uniforme ? De toutes façons, si les écarts constitutionnels qui séparent certains protoplasmes n'excluent pas une similitude originelle et, par suite, des conditions de genèse voisines, ils impliquent aussi l'apparition, à de certains moments, de quelques différences dans les conditions agissantes. Et, si faibles soient-elles à notre appréciation humaine, ces différences suffisent pour imprimer à chaque état constitutionnel une allure caractéristique. Mais il faut bien s'entendre. Quel qu'ait été leur nombre, ces masses initiales n'ont pu donner, d'emblée, les êtres innombrables qui vivent ou ont vécu à la surface du globe : polygenèse et créations spéciales ne sauraient se confondre.

Tout dérive des premières masses de protoplasme combinées à la surface du globe. A leurs dépens, sous les influences du milieu et en fonction de leur état constitutionnel, des variations se sont produites, faibles ou importantes. Se succédant dans la suite des temps, ces variations ont donné des organismes aux formes si diverses, à l'architecture souvent si compliquée. Suivant toutes probabilités, cette extrême diversité des formes et de l'architecture tire son origine de la diversité de la constitution physico-chimique des matières vivantes primitives.

Et ceci, en dépit de son apparence de vérité première, doit être souligné. Pénétrons-nous bien de l'idée que l'état constitutionnel d'un organisme est, avant tout, *spécifique*. Il caractérise cet organisme, si petit soit-il, et quelle que soit sa forme ; il est cet organisme même. Dès lors, il caractérise tout fragment qui émane de lui. Et c'est cela même qu'il importe de bien comprendre. Tout organisme, on le sait, s'accroît en conséquence de ses échanges, et un moment vient où il émet des parties de lui-même, produits sexuels et bourgeons divers. Il va de soi que l'état constitutionnel de ces bourgeons dérive de celui de la souche ; il en est une expansion immédiate et directe ; il en possède donc les qualités physico-chimiques ; il prend part aux échanges avec l'extérieur et son métabolisme est le métabolisme même de l'être dont il procède. Tôt ou tard les bourgeons se détachent et mènent une vie autonome. Mais la séparation ne modifie pas l'état constitutionnel ; elle ne modifie donc pas la nature des échanges ni, par suite, le métabolisme. Progressivement, ces bourgeons se développent, acquièrent l'architecture et la forme qui répond aux conditions de leur métabolisme : ce seront, si rien ne survient, architecture et forme en tout semblables à celles de l'organisme parent.

Cette similitude découle nécessairement du fait que le

descendant n'est qu'un fragment émis par l'ascendant. Elle a pour corollaire que toute différence entre deux souches distinctes se retrouve dans les descendants. On peut l'exprimer en disant que les œufs produits par deux êtres distincts diffèrent autant entre eux que diffèrent leurs parents respectifs. Au début, alors qu'ils ne sont qu'un globule de matière vivante, la différence se dissimule sous la simplicité de l'apparence extérieure, elle n'en existe pas moins. Elle se manifeste dès que commence le développement, d'autant plus marquée que la différence physico-chimique est elle-même plus grande.

Lorsque la différence est insensible, lorsque, par exemple, deux œufs sont, constitutionnellement, très voisins, les phases initiales de leur développement se ressemblent souvent de près ; la dissemblance s'accuse à mesure que l'architecture se complique et que ses détails s'accusent. Mais à aucun moment ces œufs et les embryons qu'ils donnent ne se ressemblent jusqu'à l'identité. Le contraire serait surprenant. On s'expliquerait mal que deux œufs de constitution initiale comparable, se développant dans des conditions extérieures également comparables, divergent en se développant : comment la dissemblance succéderait-elle à la similitude du début ?

On s'étonne qu'il faille insister sur cette évidence. Pourtant, des auteurs récents s'émerveillent qu'il en soit ainsi ; ils en tirent argument contre l'interprétation transformiste du monde vivant. Ils font remarquer, en outre, que les éléments reproducteurs s'isolent de façon très précoce, au cours du développement, dans un coin de l'organisme, et de telle sorte qu'ils ne prendraient aucune part à la succession des processus. Ils passeraient, inchangés, des parents aux descendants, dans la suite des générations ; ils seraient tels depuis les plus lointaines origines. Ce qui distingue les êtres les uns des autres interviendrait tardivement.

En réalité, aucun élément d'un organisme n'est isolé

de l'ensemble. Seulement, le développement d'un œuf ou d'une graine est un processus très complexe. Sous l'action d'influences que l'on soupçonne à peine, les diverses parties ne s'accroissent pas de façon parallèle ; les unes apparaissent et grandissent, tandis que d'autres retardent ou s'arrêtent ; puis celles-ci reprennent, tandis que celles-là se ralentissent. L'exemple le plus curieux est celui des métamorphoses des Insectes. Les plus jeunes larves de nombre d'entre eux renferment des cellules qui se multiplient avec une extrême lenteur pendant la durée de la vie larvaire ; elles deviennent actives pendant la phase nymphale. Entre les cellules du tube digestif de la larve, notamment, d'autres cellules existent, parsemées, en apparence isolées et dormantes depuis le début du développement. Elles se multiplient, pourtant, mais avec une extrême lenteur. Un moment vient où, prenant une grande activité, elles s'organisent en un tube digestif nouveau, qui se substitue au tube digestif larvaire. En réalité, dès le début, elles participent à la nutrition générale de l'organisme en ses divers états.

Ainsi en va-t-il des éléments reproducteurs. Cellules isolées, inactives en apparence, elles n'en sont pas moins en liaison physiologique avec l'ensemble. Dès lors, toute influence qui s'exerce sur cet ensemble les touche au même titre que les autres éléments. Aucun doute, à cet égard, ne saurait subsister.

Ce qu'il faut retenir, et qui est essentiel, c'est que tout œuf, toute partie détachée d'un organisme quelconque possède, du point de vue physico-chimique, l'état constitutionnel de sa souche. C'est par lui que les organismes se distinguent les uns des autres. Chaque état constitutionnel se manifeste par des signes variés : fonctionnement, habitat, mœurs, comportement, apparence extérieure. Tous sont d'égale importance ; mais l'apparence extérieure se prête, mieux que tous, à l'observation.

Encore faut-il la bien comprendre. Quand on compare

entre eux des embryons d'animaux possédant des caractères fondamentaux communs, des embryons de Vertébrés par exemple, on constate une similitude parfois très grande des phases correspondantes. Cette similitude traduit justement la similitude fondamentale des états constitutionnels. L'erreur souvent commise consiste à prendre cette ressemblance extérieure pour une identité, en négligeant les particularités secondaires de l'aspect extérieur. Celles-ci tiennent aux particularités physico-chimiques des embryons mis en parallèle, particularités qui donnent à chaque parcelle de protoplasme sa caractéristique propre. Les œufs sont de ces parcelles infimes. Et entre deux œufs issus de deux Vertébrés, si semblables soient-ils, mais distincts, l'analyse chimique, à défaut de l'apparence morphologique, révèle une différence. Mais, pour qui sait regarder, les particularités différentielles de la forme apparaissent à tout instant ; elles s'accentuent au cours du développement. Trop souvent, les observateurs ne retiennent que les ressemblances et s'émerveillent qu'elles s'atténuent, puis disparaissent à mesure que s'approche le terme du développement.

Répétons-le, les dissemblances ne font jamais défaut. Certes, elles ne sont pas toujours aisément perceptibles, à l'œil ; du moins ne s'accusent-elles pas toujours dans le détail des formes. Et on se l'explique sans peine : il est naturel que les propriétés communes à deux animaux se manifestent les premières, et de façon comparable, tandis que les propriétés spéciales à chacun d'eux se précisent progressivement, dans un certain ordre de succession. Mais ces différences existent dès le début, puisqu'elles caractérisent un état constitutionnel bien défini.

4. *La variation.*

Pris dans son ensemble, le phénomène vital se traduit par un groupe de propriétés fondamentales qui, d'un

être vivant à l'autre, se manifestent de façon essentiellement comparable. Ces propriétés s'expriment par les termes de nutrition, d'irritabilité — forme fruste de la sensibilité — et se ramènent, en fin de compte, au fait que le mouvement continu d'échanges porte essentiellement sur les matériaux indispensables à la reconstruction de la matière vivante.

Mais la reconstruction ne s'effectue pas toujours de la même manière, pour un protoplasme donné. Les influences externes — température, éclairement, radiations diverses, hygrométrie, contenu de l'atmosphère, etc. — varient et des modifications des échanges s'ensuivent en quantité et en qualité. Par suite, le protoplasme qui se forme ne ressemble pas exactement à celui qu'il remplace. Sans doute, les différences ne portent-elles pas sur les propriétés essentielles. Pour être d'ordre secondaire, elles n'en ont pas moins une grande importance. A ces variations du protoplasme correspondent, en effet, des variations du métabolisme et, par suite, des modifications de la structure et de la forme des organismes, de leur manière de vivre et de se comporter. Dès lors, si l'on désire donner, du monde vivant, une interprétation solidement fondée, il convient de rechercher ce que peuvent être, ce que sont les processus de variation. Trop souvent, à cette heure, on méconnaît l'intérêt majeur de cette recherche.

Or, chacun sait que toute substance a des propriétés définies. Ses réactions sont en nombre limité et ne sont jamais quelconques. Suivant le cas, la substance reste indifférente, réagit peu ou réagit vivement. La façon dont elle réagit tient aux conditions multiples dans lesquelles s'exerce l'influence extérieure. De plus, ses réactions donnent, suivant le cas, un résultat passager, ou durable à des degrés divers. Les corps vivants ne font pas exception ; ils ont, eux aussi, des propriétés définies, en fonction desquelles s'effectuent leurs réactions. Ces propriétés sont fort nombreuses, en raison même de

l'extrême complexité des protoplasmes. Si nombreuses soient-elles elles sont limitées, aussi bien que les modalités de leurs réactions.

A ces notions, particulièrement élémentaires, nul n'oppose la moindre objection. Mais ce n'est pas tout. Il faut constamment se souvenir que l'être vivant fait partie intégrante du milieu, que tous ses éléments sont des éléments du milieu. Les interactions ne se produisent donc pas seulement entre l'ensemble des composants de l'être considéré en bloc et les autres composants du milieu : ces interactions se produisent à la fois entre les composants même de l'être, entre chacun d'eux et les composants du milieu. En d'autres termes, les interactions s'intriquent de toutes les manières ; incessantes et diverses, elles changent et fluctuent à tout instant. Par suite, il est bien vrai que, dire d'une masse de protoplasme qu'elle se reconstitue toujours semblable à elle-même n'est qu'une manière approchée de parler : la similitude n'est jamais que relative, aussi bien que la permanence des conditions. Au vrai, varier est, pour l'organisme, un processus normal.

Mais, le plus habituellement, ses variations se ramènent à des oscillations — des *fluctuations* — autour d'une moyenne. C'est en considérant cette moyenne que l'on parle de similitude. Les fluctuations sont individuelles. Et, suivant les individus, des fluctuations de même sens sont plus ou moins accentuées, si bien que l'on observe toutes les transitions entre la plus légère et la plus marquée. C'est ainsi que, parmi les plantes qui croissent dans un sol humide, celles qui sont les plus voisines de l'eau ont des feuilles particulièrement larges, comparativement aux plantes de même espèce qui poussent dans un sol relativement sec. Entre ces deux extrêmes existent tous les intermédiaires. Mais la mise en série — croissante ou décroissante — des dimensions ne correspond pas à une succession d'étapes, à une progression continue

dans les générations successives. Semées en terrain peu humide les graines cueillies sur des plantes qui se sont développées en terrain très humide donneront des individus à feuilles relativement réduites, et inversement.

Les variations héréditaires — les *mutations* — ont, en général, un autre caractère. D'emblée, elles apparaissent avec toute leur amplitude. C'est ainsi que l'œil blanc de certaines Drosophiles n'est pas l'aboutissement de la décoloration progressive d'un œil rouge dans une suite de générations. C'est le changement total du descendant immédiat d'une Drosophile à œil rouge. De même, le sixième doigt d'un sexdigitaire apparaît « brusquement », bien conformé ; il n'est pas le développement progressif de bourgeons chez une série d'individus descendant les uns des autres.

Toutefois, entre fluctuations et mutations, la démarcation n'est pas absolue, et nous en verrons des exemples. De toutes façons, les deux modes de variation ont un caractère commun, sur lequel on ne saurait trop insister : ni l'un ni l'autre ne sont des changements *locaux*. En raison même de l'interaction des parties, qui les rend solidaires, le changement porte sur l'ensemble ; ce qui se passe en un point de l'organisme retentit forcément sur l'organisme entier. En conséquence, les modifications morphologiques qui expriment la variation constitutionnelle ne sont pas des modifications *locales*, limitées à une région de l'individu. Ce sont des manifestations *localisées* d'un état général : de cela, il faut se pénétrer.

Quelle est l'amplitude des variations ? Elle dépend des influences en présence, du mode de réaction de l'organisme ; à cet égard toutes les éventualités sont possibles. Quant à leur fréquence, elle est évidemment liée à la fréquence des changements des conditions. Que celles-ci soient plus rares et moins importantes actuellement, relativement au lointain passé, il le semble. La fréquence, aujourd'hui, paraît faible. Mais il faut se garder de toute affirmation, car le champ de nos observations

est fort étroit. Nous n'avons qu'une certitude : la réalité des variations, l'asssurance qu'elles sont la source de la multiplication des formes vivantes et de leur infinie diversité.

5. *L'espèce.*

Chacune d'elles, on le voit bien, correspond à un état constitutionnel qui lui est propre et qui se perpétue, sous certaines conditions, dans une longue suite de générations. Les dissemblances héréditaires séparent ce que nous appelons des « espèces », et que nous groupons en catégories plus ou moins compréhensives, suivant le nombre de leurs caractères communs et l'importance que nous leur accordons.

La distinction des espèces est presque entièrement fondée sur la morphologie, sur l'importance relative que nous attribuons aux différences de l'aspect extérieur et de l'architecture anatomique. Mais nous mesurons mal la valeur de ces différences morphologiques en regard des particularités physico-chimiques correspondantes. Or, seul importe, précisément, l'écart constitutionnel qui sépare les organismes les uns des autres. Souvent, une différence morphologique qui nous paraît insignifiante, de l'ordre d'une « variété », correspond à une différence constitutionnelle qui rend impossible la fécondation de cette « variété » par une autre d'aspect très voisin. En revanche, là où une différence morphologique paraît importante, l'écart constitutionnel est moindre et la fécondation possible.

Et, justement, le résultat des croisements serait un critère permettant d'apprécier la valeur propre des écarts morphologiques. Nul croisement ne serait fécond entre individus d' « espèces » différentes ; et tout croisement fécond entre organismes différents donnerait à ces organismes la valeur relative de simples « variétés ».

Ce critère n'a aucune valeur. Il repose sur une évidente pétition de principe, puisqu'il affirme par avance que tout croisement entre espèces est infécond. Or, des expériences nombreuses prouvent que des fécondations pratiquées entre plantes ou animaux très dissemblables par l'ensemble de leur organisation sont suivies de développement. Assurément, l'examen au microscope montre qu'une partie de la substance des éléments sexuels est détruite, ce qui met en évidence un écart physiologique important ; tout de même, cette fécondation hétérogène produit un effet utile (1).

En présence de ces résultats, les naturalistes modifient le critère. Sans doute, disent-ils, deux espèces distinctes se peuvent féconder ; mais alors leur descendance est inféconde — telle la mule — ou constitue un hybride stable, dont les produits ne se disjoignent pas suivant les règles mendéliennes. Or, quelle que soit l'excuse, la distinction, toujours arbitraire, part d'une définition préalable.

Ce qu'il faut retenir, et qui seul importe, c'est l'existence d'une multiplicité de formes vivantes, différant les unes des autres à des titres et des degrés divers. Nous les répartissons en catégories nombreuses, afin de mettre de l'ordre. Sous quelque nom que nous désignions ces catégories et quelle que soit la hiérarchie que nous établissions entre elles, elles n'ont qu'une valeur relative et n'indiquent pas l'écart véritable — constitutionnel — qui les sépare. Pour nombre des formes que ces catégories renferment, nous constatons leur permanence dans la suite des générations et tel est l'essentiel ; nous savons que chacune d'elles traduit une certaine constitution physico-chimique ; nous savons que leur extrême diversité manifeste la diversité des matières vivantes.

Mais ces constatations et ces assurances ne nous suf-

(1) Voir p. 214.

fisent pas. A peine les avons-nous faites que nous cherchons à pénétrer le mécanisme de la diversité des états constitutionnels et des formes qui en découlent : là réside la vraie question, la question même de la genèse du monde vivant.

CHAPITRE II

HYPOTHÈSES ET THÉORIES : LE FIXISME

Sans doute, pour procéder à cette recherche bien des éléments indispensables font défaut ; sur nombre de points nous sommes insuffisamment informés. Toutefois, les données que nous possédons nous orientent vers une interprétation, satisfaisante par elle-même et parce qu'elle conduit à pousser toujours plus loin l'analyse des phénomènes.

Avant tout, déblayons le terrain, en examinant la conception traditionnelle du monde vivant. Elle consiste à admettre — à croire — que toutes les espèces ont été créées indépendamment les unes des autres et se perpétuent indéfiniment, toujours semblables à elles-mêmes. Tel il a été créé, tel le monde vivant demeure ; il n'évolue pas ; il continue.

A vrai dire, étrangère à toute recherche positive, l'explication tire sa force d'une complète méconnaissance des phénomènes. Elle ne mériterait pas même une mention, si l'on n'apercevait de récentes tentatives pour l'appuyer sur une interprétation superficielle de faits insuffisamment étudiés. L'argumentation utilise la stabilité des formes, qui se maintiennent, sans variation sensible, dans la suite des générations : l'hérédité empê-

cherait tout changement profond et durable. Cette irréductible stabilité s'accorderait avec l'isolement très précoce de l'ébauche des éléments reproducteurs, tout au début du développement. Les mutations que l'on observe ne seraient que des changements illusoires, dus à l'extériorisation de caractères préexistants. Dès lors, la continuité des formes serait fatale ; aucune variation véritable ne pourrait l'interrompre. Si nombreuses que soient les générations, elles renfermeraient constamment des individus semblables entre eux et à leurs ascendants. Les influences extérieures ne détermineraient que des variations superficielles, indépendantes des éléments reproducteurs et strictement limitées à l'individu.

Ce n'est pas sans surprise que l'on se trouve contraint de discuter pareil point de vue.

Que signifie l'argument de l'isolement très précoce des ébauches sexuelles ? Cet isolement répond, nous l'avons vu, aux apparences ; et les apparences conduisent à une interprétation erronée, sous le couvert d'un mot. Ce n'est pas d'isolement qu'il s'agit, mais de différenciation précoce. Aucun élément ne cesse de prendre part aux échanges de l'organisme avec l'extérieur ; il ne vit pas, et ne peut vivre sur son propre fonds. On ne saurait trop redire que tout être vivant est un ensemble de parties qui interagissent à tout instant, et dès les premières phases du développement. Certes, dès le début, les parties anatomiquement distinctes sont différenciées et donnent l'illusion de s'isoler ; elles restent pourtant solidaires les unes des autres. Les éléments sexuels ne font pas exception ; ils ne s'isolent pas plus que ne s'isole l'un quelconque des autres éléments ; ils subissent toutes les influences qui s'exercent sur eux. C'est pure absurdité que de les considérer comme physiologiquement indépendants.

Rien ne permet donc de tirer argument du processus de différenciation précoce — d'un prétendu isolement —

pour donner au fixisme un renouveau d'existence. Impliquant une série de créations spéciales, suivant la conception linnéenne, il supprime, en réalité, la question même de l'origine des espèces. Et, ce qui n'est pas moins grave, il échappe au contrôle expérimental.

Or, qu'aperçoit tout observateur dénué de parti-pris ? Il aperçoit des formes vivantes innombrables, différant les unes des autres à des degrés divers. Parmi elles, il établit des catégories ; notamment et tout d'abord, il sépare des « espèces ». Mais il sait bien que la séparation est arbitraire, qu'elle repose sur son appréciation personnelle des ressemblances et des différences. Il connaît ses incertitudes. Souvent il a devant lui, entre deux formes extrêmes et d'apparence bien distincte, une série de formes intermédiaires qui l'empêchent d'indiquer où commence une « espèce » et où finit l'autre. Bien plus, tous les individus appartenant à une « espèce » ne se ressemblent pas exactement ; et dès lors comment les qualifier ? sont-ils autant de « variétés » ? sont-ils des « petites espèces » ? Mais comment accepter que ces formes transitionnelles, que ces variétés ou ces petites espèces aient une origine indépendante ; qu'elles n'aient entre elles que des rapports de ressemblance ?

C'est alors qu'intervient le second argument. Toutes ces formes sont héréditaires ; suivant un processus inéluctable elles se reproduisent toujours semblables à elles-mêmes : l'hérédité rendrait impossible toute évolution.

Or, il se trouve que l'argument se retourne contre ses auteurs. Certes, la stabilité des états constitutionnels est un fait indéniable ; elle en est peut-être même la propriété la plus remarquable. Mais il s'agit d'une stabilité relative, et non pas d'une stabilité irréductible : loin de faire obstacle à toute évolution, c'est-à-dire à tout changement *durable*, elle en est la condition nécessaire. A supposer, en effet, que le protoplasme éprouve des modifications incessantes sous des influences diverses, le

monde vivant serait très différent de ce qu'il est. A chaque génération, les descendants différeraient de leurs ascendants, et en différeraient de toutes les manières. Par leur stabilité relative, au contraire, les états constitutionnels résistent à des influences multiples ; du moins, les changements qu'ils éprouvent sous l'action de ces influences ne sont que des oscillations passagères ; en dépit d'elles, ils se perpétuent comparables à eux-mêmes. Un état nouveau et durable ne s'établit que dans des conditions assurément fort strictes ; quand il s'établit, c'est une stabilité relative qui se substitue à une autre. A son tour l'organisme modifié fait souche de descendants semblables à lui-même.

Des transformations se produisent ainsi, non pas en toute occasion, mais dans des conditions déterminées, peut-être peu fréquentes. La stabilité relative apparaît bien ainsi comme la condition nécessaire d'une évolution par transformation (1). Sous l'action d'influences extérieures, le métabolisme varie ; avec lui, l'assimilation qui suit la désintégration donne naissance à une matière vivante qui diffère, peu ou prou, de celle d'où elle dérive.

A vrai dire, le fixisme ne nie plus les variations, car les faits prouvent que, parfois, dans la descendance d'un couple, des formes nouvelles apparaissent, qui persistent dans les générations suivantes. Ces « mutations » sont donc héréditaires et marquent une différence accusée avec la forme initiale. De la réalité de ces variations discontinues, nul ne doute. Le fixisme n'en doute point ; bien mieux, il les prend à son compte et les interprète à sa manière. La mutation serait la manifestation même de la fixité, et de l'indépendance des espèces ; mutationnisme et fixisme seraient synonymes, pour la raison que voici : les variations brusques, les mutations que nous

(1) Et. Rabaud, Le monde vivant sans hérédité. *Rev. philos.*, 1934.

observons, sont généralement de faible amplitude ; elles changent peu de chose à l'apparence extérieure des individus et à l'économie de leur structure interne. En conséquence, la variation se meut dans le cadre de l'espèce ; elle n'en dépasse pas les limites ; elle crée dans l'espèce des variations ou des races : l'espèce elle-même demeure.

Que vaut cette assertion ? L'incertitude qui règne sur les critères de l'espèce enlève à l'assertion toute sa valeur. Du reste, quand on envisage les différences morphologiques sur lesquelles les naturalistes s'appuient pour séparer des espèces, souvent on constate qu'elles ne sont pas plus importantes, qu'elles sont parfois moins importantes que les « mutations » observées. Dès lors, s'appuyer sur le « cadre de l'espèce », c'est s'appuyer sur une vue sans consistance.

Mais le fixisme va plus loin. Et comme pour consolider le « cadre de l'espèce », il tente de réduire les mutations à une pure apparence. Puisqu'on ne peut en nier la réalité, on tente de les ramener à la mesure d'une conception sans ampleur. Les mutations ne seraient pas de véritables variations ; les êtres vivants seraient construits de telle sorte que leur aspect extérieur pourrait changer bien que restant intégralement identiques. Outre les caractères extérieurs, ils renfermeraient des caractères latents, généralement dissimulés, mais capables de s'extérioriser en se substituant à l'un de ceux qui sont habituellement perceptibles. L'être serait ainsi une mosaïque de caractères dont une partie seule se manifesterait au dehors. Représentés dans le protoplasme par d'infimes particules autonomes, ces caractères seraient interchangeables, les uns paraîtraient, tandis que les autres resteraient ou deviendraient latents. Dans ce chassé-croisé, les influences extérieures ne joueraient qu'un rôle effacé. Elles n'interviendraient pas dans la genèse de ces caractères, puisque tous, apparents ou non, préexistent dans le protoplasme ; mais elles feraient, en

quelque sorte, jouer le déclic qui met les uns en évidence et dissimule les autres. En définitive, rien ne serait véritablement changé dans la constitution de l'organisme ; sous une variation de surface, il resterait tel qu'il fut créé.

L'hypothèse est de pure métaphysique ; elle n'a donc aucun fondement positif, et l'on pourrait se dispenser d'insister. Mieux vaut pourtant en montrer l'inanité. Elle n'est, au fond, que l'utilisation abusive, la déformation, pour des fins extra-scientifiques, d'un fait incontestable et qui peut s'exprimer ainsi : toute réaction est fonction du corps qui réagit, ce corps représentant un ensemble de propriétés. La matière vivante se comporte, à cet égard, comme tout autre corps ; mais il ne faut pas confondre ces propriétés avec des caractères s'extériorisant ou se dissimulant à la moindre occasion. Toute réaction est aussi fonction, pour une part égale, de l'influence qui agit ; et c'est justement cette influence que le fixisme présente comme ne jouant qu'un rôle accessoire et sans intérêt : l'influence n'exercerait nullement une influence spécifique ; par rapport à elle, le caractère extériorisé serait quelconque.

Or, répétons-le, quand deux corps interagissent, le résultat dépend à la fois de l'un et de l'autre, qui représentent un ensemble de conditions ; c'est un résultat défini, spécifique pour ces conditions. Ce sont là notions élémentaires que l'on ose à peine rappeler.

Certes, lorsque l'un des corps en présence est une matière vivante, les réactions sont compliquées parce qu'elle est elle-même un corps complexe et que les conditions du milieu sont multiples ; mais il ne saurait s'ensuivre que les processus physico-chimiques dont elle est le siège soient d'une nature spéciale et donnent des résultats indéterminés. Elle a des propriétés qui se manifestent de diverses façons suivant les circonstances : l'hypothèse des « caractères latents » n'a vraiment aucun sens.

Au surplus, à l'encontre de cette hypothèse, il convient de relever un autre point. Tous les observateurs constatent qu'une mutation intéresse simultanément plusieurs « caractères », et souvent un assez grand nombre. L'attention porte sur l'un d'eux, le plus immédiatement perceptible, et l'on n'accorde aux autres qu'un médiocre intérêt, comme s'ils n'étaient qu'un satellite négligeable, ou une simple conséquence du premier. Telle n'est pourtant pas la réalité. L'organisme est un ensemble fonctionnellement coordonné ; les mutations qui apparaissent simultanément sur lui traduisent toutes, et au même titre, son interaction générale avec l'extérieur.

N'oublions pas, en effet, que le protoplasme demeure constamment, et nécessairement, en relations avec le milieu. Ce ne sont, nous l'avons vu, ni des relations superficielles, ni des échanges locaux, limités à quelques éléments ; ces éléments eux-mêmes ne sont pas des parties isolées et indépendantes ; toutes participent directement au métabolisme. Par suite, la moindre modification imprimée à ce métabolisme retentit nécessairement sur chacune d'elles. Dès lors les variations qui s'ensuivent sont autant de manifestations *localisées* d'un métabolisme modifié.

Pour s'en convaincre, il suffit d'examiner avec attention tout animal ou toute plante porteur d'une mutation. J'ai notamment étudié des Souris dont le tibia était remplacé par une corde fibreuse (V. fig. 49). La substitution est apparue brusquement, dans un élevage, et s'est trouvée aussitôt héréditaire : elle correspond au type même des mutations. Mais elle n'existait pas seule. Ces Souris étaient en même temps polydactyles aux membres postérieurs, et leur fécondité était diminuée par rapport à celle des Souris normales. Or, la transformation fibreuse du tibia retient toute l'attention de l'observateur ; la polydactylie et la moindre fécondité lui paraissent accessoires, en quelque sorte subordonnées :

leur coexistence ne traduit-elle pas, cependant, un état général particulier ?

Les cas des Poulets frisés étudiés par Landauer en est un autre exemple typique. Ces Poulets ont des plumes ondulées et enroulées qui frappent aussitôt le regard. Mais cette modification des plumes s'accompagne de manifestations multiples d'un métabolisme différent de la normale, dont certaines font penser à une sécrétion excessive du corps thyroïde. Au dire des auteurs, tous ces troubles dépendraient du développement déficient des plumes qui ferait obstacle à une exacte régulation thermique. C'est, visiblement, prendre l'effet pour la cause. De toute évidence, le développement des plumes dépend du métabolisme, le défaut de régulation thermique en dépend lui aussi, comme en dépend la sécrétion thyroïdienne. Et pour prendre une comparaison topique, placer l'ensemble des processus sur la mutation relative aux plumes revient à placer l'hypersécrétion thyroïdienne sur le compte de la mèche de cheveux blancs qui est le signe caractéristique, l'une des manifestations,de l'hyperthyroïdie chez l'Homme.

Nier que ces mutations tirent leur origine d'une modification initiale des échanges de l'organisme avec le milieu, ne revient-il pas à nier l'évidence ? Sans aucun doute, elles sont la traduction d'une variation de l'état constitutionnel et non pas le simple chassé-croisé de « caractères » préexistants. Qu'elles soient héréditaires, comment s'en étonner ? Lorsque les différents organes se différencient au cours du développement, ils procèdent du nouvel état constitutionnel, et les éléments sexuels ne font pas exception. Prétendre que le milieu ne joue qu'un rôle de second plan, que l'organisme renferme tout en soi, incapable de se modifier, c'est rejeter des faits incontestables pour les remplacer par des affirmations sans autre fondement qu'un désir sentimental.

Il en faut tout de même retenir comme une sorte d'aveu : l'aveu que des variations se produisent, qui in-

diquent, pour la matière vivante la possibilité de changements. Nulle subtilité verbale ne diminuera la portée de ce fait, ni davantage ne restreindra l'étendue de cette possibilité. Quant à apprécier cette étendue, nous n'en avons pas, à cette heure, les moyens : elle est, on ne saurait trop y insister, d'ordre physico-chimique et son expression morphologique ne donne pas sa mesure. Au surplus, bien des faits d'embryologie expérimentale laissent à penser que l'amplitude des variations se meut dans d'assez larges limites. Bien des variations obtenues sous des influences diverses rappellent de près des dispositions normales, caractéristiques de divers groupes animaux. Constamment lié à son milieu, l'organisme se met avec lui en équilibre d'échanges, et ne survit que dans la mesure où cet équilibre persiste en fonction des conditions mouvantes du milieu.

CHAPITRE III

HYPOTHÈSES ET THÉORIES : L'ADAPTATION MORPHOLOGIQUE ET FONCTIONNELLE

Cet équilibre, en effet, domine la vie des animaux et des plantes. La vie ne continue que dans la mesure où s'établit, entre l'organisme et l'environnement, un régime d'échanges suffisant. C'est l'établissement d'un tel régime que l'on désigne couramment sous le nom d'adaptation.

A vrai dire, et à n'en juger que sur les apparences, tous les naturalistes s'accordent sur ce point. En réalité, la plupart d'entre eux comprennent l'adaptation de tout autre manière. Ce n'est pas le processus métabolique qui les frappe avant tout, mais la correspondance qu'ils croient apercevoir entre le mode d'existence et les dispositions morphologiques. Suivant eux, la forme du corps, la structure des organes de la plante et de l'animal seraient celles qui conviennent à l'habitat et aux mœurs. Les caractères morphologiques et fonctionnels de la plante désertique ou de l'animal aquatique, par exemple, *s'adapteraient* précisément à la vie dans le désert ou dans l'eau.

Comment s'effectuerait cette adaptation ? Une fois la question posée, les naturalistes ne s'accordent plus et proposent des solutions différentes.

1. *Sélection darwinienne et lutte pour la vie.*

Partant du fait que l'organisme varie, et sans se préoccuper de l'origine des variations, Darwin applique au monde vivant deux idées qu'il emprunte à autrui et une troisième qui lui appartient en propre.

Avec Malthus, il constate que si tous les germes émis, chaque jour, par les animaux et les plantes se développaient et devenaient adultes, la terre entière serait rapidement surpeuplée et la vie deviendrait impossible. Il faut donc que disparaisse un grand nombre d'individus. En conséquence, à tout instant et en tous lieux, s'engagerait une concurrence sans trêve ni merci, *la lutte pour la vie.*

C'est dans cette « concurrence vitale », dans cette lutte universelle, que réside l'idée personnelle de Darwin. Il admet que les plus faibles, les moins armés ou les moins défendus succomberaient. Seuls survivraient les « plus aptes », ceux auxquels une variation procure un avantage. Ainsi s'établirait une « *sélection* », sélection naturelle, idée empruntée aux éleveurs, qui pratiquent la sélection artificielle en supprimant tout produit privé de certaines qualités.

La constatation de Malthus est, évidemment, exacte ; la pratique des éleveurs est une réalité, aussi bien que les variations. Quant à la « lutte universelle » que Darwin imagine, elle n'est qu'une interprétation simpliste, étroitement anthropomorphique de faits mal observés et faussement interprétés.

Sans nul doute, les Sociétés humaines donnent le spectacle d'intrigues et de combats, qui n'ont généralement rien de commun avec les vrais besoins de l'existence. Voit-on rien de pareil chez les bêtes et les plantes ? On aperçoit surtout que Darwin et ses successeurs,

ayant posé la lutte en principe, interprètent toute disposition morphologique, toute activité fonctionnelle comme étroitement liée à cette prétendue lutte. Constamment ils utilisent un grossier paralogisme : étant admis, par définition, que nul ne persiste s'il n'est le plus apte, on cherche où est l'avantage qui lui permet de soutenir un combat victorieux. Le plus grave est qu'à tout coup on croit découvrir cet avantage, sans se douter que l' « avantage » est, en l'espèce, une notion purement subjective. Chacun de nous, en effet, peut apprécier ce qui favorise ses besoins personnels et ses désirs ; mais il ignore tout des besoins et des désirs d'autrui. L'ignorant quand il s'agit de ses semblables, à plus forte raison l'ignore-t-il quand il s'agit d'êtres très éloignés de lui, avec lesquels il n'a aucun moyen de correspondre.

En outre, la sélection qui résulterait de cette lutte suppose une très grande variabilité des espèces animales et végétales : un choix ne s'établit utilement que sur un nombre suffisant d'objets. Or, si la variabilité des êtres vivants est un fait, elle ne se manifeste qu'avec une certaine difficulté, difficulté qui est, nous l'avons vu, une des conditions fondamentales de l'évolution.

Ainsi, sur le seul terrain des principes, la thèse de Darwin ne résiste pas à l'examen. Quant aux faits qui la soutiennent, ils sont recueillis avec peu de critique et déformés par l'idée préconçue. Quelques exemples suffiront à le montrer ; on les multiplierait sans peine en prenant un à un les « faits » exposés par Darwin.

A. — *La « lutte » contre les conditions d'existence.*

Dans le domaine de la « lutte » contre les conditions d'existence, dès que l'on procède à une analyse méthodique, l'inanité de la thèse darwinienne apparaît avec une insigne clarté.

Voici les Ruminants. Les dents incisives manquent à

leur mâchoire supérieure, de sorte que les incisives de la mandibule butent contre la gencive quand ils broutent : ils arrachent l'herbe avec les lèvres. En regard de sa manière de vivre, quel avantage l'animal tire-t-il de l'absence des incisives supérieures ; quel avantage l'arrachement avec les lèvres supérieures lui procure-t-il ?

Le moyen de nous renseigner s'offre directement à nous. Voici les Equidés : ils vivent de la même manière, ils ont le même régime alimentaire. Or, ils possèdent des incisives aux deux mâchoires, ce qui ne les empêche pas d'arracher l'herbe avec les lèvres. La denture des Ruminants paraît être plus un déficit qu'un avantage en relation avec leur manière de vivre. On constate, simplement, qu'elle n'est pas un obstacle.

Bien plus, une différence existe entre les incisives inférieures des divers Ruminants. Celles des Bovidés basculent sur leur articulation ; quand l'animal ferme la bouche, elles butent contre la gencive supérieure, non par le tranchant mais par leur face postérieure plate : disposition remarquable, dit-on, et fort avantageuse, puisqu'elle évite les blessures de la gencive supérieure. Soit. Mais alors on s'étonne que les incisives inférieures des Ovidés, fixées dans leurs alvéoles, butent par le tranchant contre la gencive supérieure. Si la mobilité des incisives des Bovidés est un avantage, l'immobilité de celle des Ovidés est un désavantage certain vis-à-vis des mêmes conditions d'existence : les Ovidés auraient dû disparaître ; ils survivent aussi bien que ceux-là. Qu'il s'agisse donc de l'absence d'incisives supérieures ou du mode d'articulation des inférieures, rien ne paraît qui soit adaptatif.

Quand on observe les Insectes sociaux, on constate aussitôt l'opposition qui sépare Guêpes et Abeilles d'un côté, Fourmis et Termites de l'autre : les premiers possèdent des ailes, à l'encontre des seconds. Or, ailés ou aptères, les Insectes sociaux mènent une vie très com-

parable au point de vue qui nous occupe : ils se nourrissent au dehors et apportent des aliments aux larves. En la circonstance, les ailes procurent, ce semble, d'incontestables facilités de déplacement. Pourtant, Fourmis et Termites vivent et se multiplient aussi bien que les Abeilles et les Guêpes. Et l'on ne trouve aucune disposition, aucun mode de fonctionnement, qui compense l'absence des ailes.

Une opposition analogue existe entre les Insectes solitaires. Souvent, dans un même champ, s'agitent des Criquets, les uns sans ailes et les autres ailés. Tous vivent de la même façon et se multiplient avec une égale abondance. Mieux encore : les Criquets pourvus d'ailes ne se déplacent pas plus activement, ni plus loin que les autres. Pourtant il semblerait qu'un organe de locomotion aérienne joue un rôle important dans la prétendue concurrence vitale.

Tout dépend, peut-être, des circonstances. Selon Darwin, les ailes gêneraient les Insectes qui habitent des îles ou des côtes battues par les vents. Là, les formes aptères survivraient seules, car elles résisteraient mieux à la poussée du vent vers l'eau. La disparition des ailes serait donc une adaptation aux conditions de l'habitat, une sorte de lutte contre le vent. Mais pour avancer et soutenir pareille assertion, il faut négliger le détail des faits. Outre que le vent ne souffle pas constamment vers la mer, il n'est souvent qu'une brise légère, incapable de faire obstacle au vol des Insectes ; de plus, il est aisé de constater que les Insectes volent en dépit de vents relativement forts, dans toutes les directions, sans être déviés. Et quand la vitesse du vent dépasse certaines limites, les Insectes cessent de voler. On le constate aussi bien en bordure des mers que dans l'intérieur des terres ; en ces circonstances, les ailes ne créent donc pas un désavantage. Aucune expérience valable ne vient à l'appui de l'affirmation darwinienne.

Il est pourtant des régions où les formes aptères do-

minent, notamment chez les Orthoptères : ce sont les régions de haute montagne. Le vent ne saurait alors être mis en cause, ni par suite, les conditions d'existence. Formes ailées et formes sans ailes vivent côte à côte ; rien n'indique que les premières soient désavantagées par rapport aux secondes. Les facteurs de l'aptérisme sont donc de tout autre nature ; et la conclusion vaut aussi bien pour les Insectes des îles ou des côtes.

De même en va-t-il pour les femelles de diverses espèces : les mâles sont ailés, elles sont aptères. Les ailes ne leur occasionneraient, sans nul doute, aucun inconvénient. Leur absence, au contraire, leur en occasionne sûrement en certains cas. Telles les femelles des Hyménoptères du groupe des Mutilles. Pondant leurs œufs dans le nid d'autres Insectes, soumises à de constants et longs déplacements, ces femelles tireraient un évident avantage, au point de vue de leurs conditions d'existence, des facilités que donnent les ailes. Elles vivent pourtant et se multiplient aussi bien que les Chrysides, qui ont des mœurs tout analogues et possèdent des ailes.

Ces exemples, et bien d'autres que l'on pourrait citer, montrent clairement que la sélection naturelle, le tri de prétendus avantages, ne rend nullement compte de l'adaptation morphologique ou fonctionnelle supposée de l'organisme à ses conditions d'existence : les dispositions les plus opposées coïncident dans les mêmes conditions de milieu.

B. — *La « lutte » des êtres entre eux.*

L'hypothèse de la sélection naturelle s'accorderait-elle mieux avec les faits dans la « lutte » que les êtres vivants soutiendraient entre eux ? Assurément non. La force physique l'emporterait-elle, qu'elle n'impliquerait nullement la victoire du plus apte — du mieux doué. Des circonstances multiples interviennent, chacun s'en rend

compte, qui donnent momentanément le dessous au « plus apte » : l'âge, une fatigue momentanée, un effet de surprise, des conditions locales qui favorisent l'un plutôt que l'autre, sans négliger le fait que « le plus apte » succombe parfois sous l'effort d'une ligue des « moins aptes ». Darwin néglige cette inextricable complexité des faits ; ni lui ni ses successeurs ne paraissent même la soupçonner.

Ils imaginent qu'interviendraient des moyens d'attaque et de protection. Telle disposition morphologique, tel mode de fonctionnement d'un organe créerait l'avantage capable d'entraîner la victoire. Rien n'est plus séduisant, de prime abord, que cette conception des « moyens d'attaque et de défense ». Seulement, dès que l'on essaie de préciser les faits, la conception s'effrite et s'évanouit. Elle envisage, en effet, l'attaque et la défense en soi, sans se préoccuper de connaître les ennemis contre lesquels se dresse le moyen de défense, ni les victimes auxquelles s'applique le procédé d'attaque. La qualification d'arme offensive ou défensive est attribuée *a priori.* Sans nul examen, on décide que tout être qui survit a triomphé dans sa lutte contre ses agresseurs ; qu'il a triomphé grâce à certaine particularité de la conformation, ou du mode de fonctionnement : et on confère la valeur d'arme d'attaque ou de protection à une conformation, à un mode de fonctionnement quelconques, sans autre informé, avec l'assurance tranquille du croyant.

Pourtant, le moindre examen méthodique ne conduit-il pas à constater le néant de ces interprétations ? Sans peine, quelques exemples en fourniront la preuve.

Un certain nombre de larves d'Insectes provoquent, sur les plantes, le développement d'une intumescence, d'une galle. Ses dimensions et sa forme varient suivant l'Insecte et suivant la plante. Voir dans cette galle à la fois un moyen de protection et des facilités alimentaires

allait de soi ; les naturalistes n'ont pas hésité et, aussitôt, leur curiosité s'est déclarée satisfaite. Ils n'ont point tenté de connaître les « ennemis » des larves enfermées dans les galles, ni si celles-ci procuraient vraiment une protection. Pas davantage, ils n'ont essayé de savoir si l'hypertrophie des tissus végétaux favorisait l'alimentation. Or, des observations méthodiques, directes et comparatives, montrent sans peine qu'il s'agit d'une réaction quelconque de la plante, sans utilité vraie pour la larve. Des Oiseaux, de petits Mammifères, des Insectes même se nourrissent des galles et détruisent, par suite, les larves qu'elles renferment : à elle seule, cette constatation réduit grandement la valeur protectrice de ces productions.

Il y a plus : la formation d'une galle dépend de l'état de la plante au moment où l'Insecte intervient ; la formation a lieu exclusivement sur des pousses en voie de croissance. C'est ainsi que les larves de *Drisina* qui éclosent au printemps déterminent une galloïde sur les feuilles d'Erable, que ne déterminent pas les larves de 2e génération (1). De même, Molliard constate que, suivant l'état de développement des chatons de *Salix capraea*, les larves de *Dorytomus* déterminent ou non une galle (2). J'ai observé les mêmes faits pour les larves du ver des noisettes (3). Or, les larves privées de « protection » survivent aussi bien que les autres. Le fait est particulièrement clair pour les *Drisina*, puisque c'est la 2e génération tout entière qui se développe en l'absence de galle et donne naissance aux larves de la génération du printemps suivant.

Le cas du Ver des noisettes apporte une indication supplémentaire. L'hypertrophie des tissus végétaux se

(1) A. GIARD, Sur une Cécidomyie nouvelle, *Drisina glutinosa. Bull. Soc. ent. fr.*, 1893.

(2) M. MOLLIARD, Une coléoptérocécidie nouvelle sur *Salix capraea*, type de cécidie facultative. *Rev. génér. de Botan.*, 1904.

(3) Et. RABAUD, La crytocécidie du Ver des noisettes et la signification biologique des galles. *C. R. Acad. Sc.*, 1913.

produit à l'*intérieur* même de la noisette ; elle n'ajoute donc rien à la protection du ver, dûment enfermé dans la coque ; elle n'ajoute rien, non plus, à l'alimentation, car elle se développe aux dépens de l'amande, et c'est justement cette amande que le ver mange quand la galle ne se forme pas.

Ainsi, en rassemblant tous les faits relatifs aux productions gallaires, on s'assure que leur rôle protecteur est imaginaire. En leur absence les larves se développent fort bien ; quand elles se forment, elles servent d'aliment à divers animaux cécidophages, sur l'existence desquels les darwiniens ont négligé de se renseigner.

La même erreur de méthode se retrouve en toute occasion. Les plantes munies de piquants seraient, dit-on, particulièrement bien « défendues ». Mais nul ne dit contre qui ni contre quoi. Or, examinons l'une quelconque d'entre elles, tels les Chardons, et sans doute serons-nous surpris de constater qu'elles sont sans défense contre de nombreux ennemis. Les racines, les tiges, les feuilles, les fleurs nourrissent des larves d'Insectes divers : les piquants n'empêchent point les femelles de déposer leurs œufs, ni les larves de se développer.

Les secrétions irritantes des Orties, des Euphorbes n'arrêtent pas davantage les femelles des Vanesses et des Sphinx dont les chenilles broutent les feuilles, et de façon presque exclusive ; ni davantage les Hémiptères phytophages qui aspirent ces sucs : ce sont là les « ennemis » véritables ; contre eux ne s'exerce aucune « défense ».

Tel est encore le cas des larves de *Lina populi*, que j'ai directement observées. Ces larves émettent, quand on les excite, une abondante sécrétion d'acide salicylique. Peut-être cette sécrétion met-elle en fuite l'animal qui, d'aventure, frôle ces larves en passant ; mais elle n'empêche pas une Mouche, *Meigenia bisignata*, de déposer ses œufs sur ces larves et de les infester dans des

proportions fort importantes. Contre cet « ennemi » habituel et destructeur, rien ne protège *Lina populi.*

L'efficacité des venins sécrétés par divers animaux est, également, très relative comme moyen de défense. Le venin des Vipères n'arrête pas les « ennemis naturels », pour qui ces Serpents sont un aliment normal. La liste en est longue : le Hérisson, le Lérot, divers Oiseaux du groupe des Rapaces, les Corneilles, les Dindons, les Poules et bien d'autres. Sur eux le venin est sans effet. Notamment le Hérisson supporte, sans dommage, des morsures aux lèvres et à la langue. Et ceci n'est pas spécial aux Vipères. Les serpents venimeux les plus redoutables ont leurs « ennemis naturels », sous les coups desquels ils succombent, quelle que soit leur prétendue défense. Le venin serait-il un moyen d'attaque ? il ne paraît guère indispensable, quand on constate que les serpents non venimeux capturent et avalent leurs proies en les maintenant avec les dents.

Les Batraciens, Salamandres, Tritons, Crapauds, possèdent des glandes cutanées d'où sort un abondant venin, aussi irritant et aussi actif que celui de la glande buccale des Vipères. N'empêche que la Couleuvre à collier, par exemple, fait son régime de ces divers Batraciens et les avale en dépit de l'enduit qui recouvre le revêtement cutané. D'ailleurs, cette sécrétion étant uniquement répandue sur la peau, et l'animal n'ayant aucun moyen de l'inoculer, on se demande où est son usage offensif ou défensif. Il semble bien que ce soit une sécrétion quelconque.

S'il fallait une indication nouvelle et de même sens, les Mollusques lamellibranches la fourniraient. Enfermés dans une coquille bivalve, souvent fort épaisse, ne paraissent-ils pas très bien protégés contre d'éventuels ennemis ? Sans doute le sont-ils, sans qu'on puisse l'affirmer, contre des agresseurs éventuels. Mais contre ceux qui en font leur régime habituel, ils n'offrent aucune résistance. D'autres Mollusques, les Gastéropodes car-

nassiers, Nasses, Murex, Pourpres, Buccins, etc., perforent les coquilles des Bivalves marins, introduisent leur trompe dans l'orifice et se repaissent du contenu. A leur tour, les Etoiles de mer, dépourvues d'appareil perforant, enveloppent les coquilles avec leur estomac dévaginé, l'introduisent entre les valves et digèrent les Mollusques. De leur côté, les Lamellibranches d'eau douce, Anodontes et Unios, entrent dans le régime alimentaire des Loutres et des Surmulots : ces Rongeurs usent la coquille avec leurs dents et la vident. D'autres « ennemis » ont également raison des Bivalves. Des larves de Trématodes s'introduisent entre les valves et s'y multiplient abondamment.

On énumérerait sans peine de nombreux faits analogues. Ensemble, ils se ramènent à cette donnée générale que tout animal — tout être vivant — a un régime alimentaire bien défini. Pour les uns, il est strict ; pour d'autres, assez étendu, mais il n'est jamais quelconque : s'il y a des polyphages, il n'y a pas d'omnivores. Or, dans les limites de ce régime, nulle « protection », morphologique ou fonctionnelle, n'intervient.

Cette donnée générale s'applique à tous les prétendus procédés de défense, sans en excepter les systèmes de coloration, qui ont servi de trame au roman du mimétisme et de l'homochromie. Les ressemblances qui abusent l'œil humain n'abusent pas forcément — est-il besoin de le dire ? — l'œil d'un autre animal. Et justement il se trouve que les animaux dissimulés à nos yeux par leur forme et leur coloration n'ont pour nous aucun intérêt pratique. En revanche, ces formes et ces colorations ne dissimulent rien aux sens des « ennemis » véritables qui se nourrissent de ces animaux supposés « camouflés ».

Un seul exemple suffit pour en administrer la preuve. Nombre de Criquets et de Sauterelles ressemblent curieusement, par la forme et le système de coloration de leurs élytres, à une feuille morte. Même, la disposition des

nervures et la présence de « taches » simulent à s'y méprendre les nervures d'une feuille et les plaques de cryptogames microscopiques qui envahissent les tissus mortifiés. Nul doute que la ressemblance existe, et frappante, pour l'œil humain. Mais ces Criquets n'intéressent guère l'Homme et ils n'ont pas à se protéger contre lui. En revanche, ils intéressent divers Oiseaux qui en font leur ordinaire et que la ressemblance ne trompe pas. Judd l'a démontré de façon décisive. Sur le sol d'une volière, il a répandu de vraies feuilles mortes mélangées à un certain nombre de Criquets mimétiques, rendus immobiles par amputation des pattes. Puis il a lâché dans la volière des Oiseaux pour lesquels ces Criquets sont une nourriture habituelle : instantanément, les Oiseaux ont discerné et capturé les Insectes, sans défense vis-à-vis d'eux.

Ainsi le système de Darwin ne résout pas le problème de l'adaptation. La prétendue mise en accord de la forme des organismes à leurs conditions d'existence par voie de sélection des plus aptes n'est qu'une interprétation anthropomorphique sans valeur. Le système n'apporte à la solution aucun élément utile.

Est-il vraisemblable, au surplus, que plantes et animaux se réduisent à n'être qu'un ensemble de moyens d'attaque et de défense, un arsenal et une forteresse agrémentés de déguisements ? Est-il vraisemblable que l'évolution ne soit que l'amélioration constante de ces procédés de violence ? Evidemment non.

Reconnaissons toutefois à Darwin un mérite : il a su donner un élan à l'idée d'évolution ; il a ramené l'attention sur la conception de Lamarck, tombée dans l'oubli sous les coups aveugles de Cuvier.

2. *L'adaptation lamarckienne : l'influence du milieu et l'hérédité des caractères acquis.*

La conception de Lamarck repose sur des vues autrement pénétrantes et puissantes. Lamarck a compris la liaison étroite des organismes avec le milieu. C'est dire qu'il a eu la vision précise du déterminisme des phénomènes vitaux. Il admet que les êtres vivants se modifient sous l'influence constante des influences extérieures, qu'ils acquièrent forme et fonctionnement en conséquence du mode de vie imposé par ces influences. Les transformations s'effectueraient graduellement, au cours des générations, et porteraient sur les individus jeunes. Elles résulteraient des habitudes contractées par ces individus non encore parvenus au terme de leur développement. La forme lancéolée des Poissons, par exemple, proviendrait des efforts continus exigés par les besoins de la locomotion dans l'eau.

A l'appui de sa conception, Lamarck interprète une série de faits. Notamment il attribue l'allongement du cou des Girafes aux mouvements d'extension que font ces animaux quand ils broutent un feuillage haut placé. Ces interprétations paraissent, aujourd'hui, puériles, tant elles sont dénuées de fondement. Et ce caractère de puérilité masque, pour bien des naturalistes, la solidité foncière et l'ampleur de la thèse lamarckienne. Mais il faut bien se dire que, par ces exemples théoriques, Lamarck exprime une grande idée. A cet égard, ils valent mieux que les faits mal étudiés, accumulés par Darwin sans mesure et sans critique. Replaçons-nous, d'ailleurs, à l'époque où travaillait Lamarck. Nous serons alors confondus par la profondeur de la pensée, et nous nous rendrons compte que, dépourvu de moyens de recherche, privé des connaissances que nous possédons depuis peu, Lamarck a présenté ses interprétations sous une forme concrète par les seuls moyens dont il dispo-

sait. De ces exemples théoriques, ne retenons donc que l'idée qu'ils renferment ; nous en apercevrons alors la portée. Lamarck observe et réfléchit ; il appréhende les rapports des phénomènes — de phénomènes dont il ne connaît que les manifestations superficielles.

En dépit de tout, son influence persiste. On la trouve, dominant les pâles explications darwiniennes, dans le langage courant des naturalistes. Ceux-ci, fortement attachés à la morphologie, cherchent l'origine des formes dans l'action directe du milieu ; la sélection de dispositions supposées avantageuses, quand ils y font appel, passe au second plan.

Pourtant, comment nier que, de ce point de vue morphologique — le seul que pouvait retenir Lamarck — le modelage de l'organisme sur ses conditions d'existence ne soit une erreur ? Mais il faut bien comprendre que Lamarck, en apparence tenu par la morphologie, va tout de même au delà. L'idée qu'il développe est si forte et si vraie qu'elle conserve son entière valeur, quoi qu'il en fasse une application inexacte, que bien des naturalistes actuels continuent de faire. La liaison étroite de l'organisme et du milieu s'impose, en effet, à tout esprit libéré des postulats et des dogmes. Nous savons, aujourd'hui, de science certaine, qu'elle est incessante et inéluctable, organisme et milieu formant les deux composants d'un même complexe.

Mais nous savons aussi, ce que l'on ne soupçonnait guère au temps de Lamarck, que les modifications locales du corps d'un organisme, provoquées par l'action immédiate et directe d'un agent extérieur, ne se transmettent pas, en tant que telles, à la descendance de cet organisme. Les Poissons, par exemple, n'auraient acquis leur forme lancéolée qu'à partir du moment où, sortant de l'œuf presque entièrement développés, ils commencent à nager et supportent la pression de l'eau. Une forme, un « caractère » si tardivement acquis ne s'im-

prime pas dans les éléments reproducteurs. Les pratiques millénaires de circoncision, de résection du clitoris, de déformation du crâne et des pieds sont autant d'expériences négatives, aussi bien que la résection de l'appendice caudal ou du pavillon de l'oreille effectuée sur des générations successives de Chiens. Evidemment, toutes ces opérations modifient dans une certaine mesure le métabolisme général, nous le verrons ; mais il s'agit d'un changement du mode de nutrition des éléments, qui n'est nullement spécifique de la mutilation ou de toute autre modification locale.

Une autre difficulté, d'ailleurs, se présente. Ces modifications locales portent sur un organisme adulte, ou près de l'être ; comment se ferait-il qu'elles apparaissent chez les descendants, au cours même du développement, à une phase souvent très précoce, toujours bien antérieure à la phase où elle aurait été acquise ? Les naturalistes imaginent un processus spécial, une « anticipation embryogénique », transposant l'acquisition de l'adulte à l'embryon. L'hypothèse ne repose sur aucune donnée ; elle échappe à tout contrôle. Qu'il s'agisse des animaux ou des végétaux, l'idée de l'hérédité des caractères acquis par tout individu adulte ou à une phase avancée de son développement doit être abandonnée. Les faits qui, chez les végétaux, paraissent s'accorder avec elle répondent à un processus très différent. Nous y reviendrons (1).

Toute discussion est, sur ce point, fort inutile. Pourtant, la conception lamarckienne d'une adaptation de l'organisme à son milieu répond à une telle nécessité logique, que les morphologistes les plus convaincus cherchent à expliquer comment des caractères acquis par l'adulte passent d'une génération à l'autre. En présence des faits qui démontrent leur non-hérédité, fournir pareille explication paraît une gageure. Mais tout s'arrange au moyen d'une hypothèse aussi simple qu'arbitraire :

(1) Voir p. 81.

il suffit de supposer que les conditions actuelles diffèrent essentiellement des conditions passées (1). Cela revient à dire qu'en des temps très lointains, l'organisation des êtres vivants rendait possible l'inscription, sur les éléments reproducteurs, des caractères acquis par un adulte, à un moment quelconque de son existence. L'hypothèse, convenons-en, atteint l'invraisemblance. Si peu que l'on réfléchisse, on se rend compte que l'organisation fondamentale des animaux et des plantes du temps présent ressemble essentiellement, de très près, à celle des animaux et des plantes des temps les plus reculés. La différenciation des organes, les rapports anatomiques, les corrélations humorales dans leurs traits fondamentaux n'ont pu changer, ne peuvent avoir changé. Rien ne permet de supposer, et à plus forte raison d'admettre le contraire. Dès le début de l'époque primaire existaient Echinodermes, Annélides, Crustacés, Mollusques, animaux à structure compliquée, exactement comparables, toutes choses égales, à la structure des animaux correspondants actuels. Suivant toute vraisemblance, ceux-ci dérivent de ceux-là ; même, certaines formes contemporaines, tels les Brachiopodes, continuent les formes primitives sans grand changement. Sur les uns comme sur les autres, les modifications locales portant sur une région limitée du corps ne s'étendent pas à une région voisine, symétrique ou non ; ni davantage à un organe éloigné, y compris les éléments sexuels. Tout indique que les choses n'ont pu se passer autrement.

En définitive, prise dans son sens littéral, sous son aspect strictement morphologique, la solution lamarckienne de l'adaptation ne saurait être retenue. En revanche, il importe de retenir l'idée féconde de la liaison de l'organisme avec son milieu. L'idée a pris maintenant

(1) Voir notamment : M. CAULLERY, *Les conceptions modernes de l'Hérédité*, 1935, p. 13.

la valeur d'un fait bien établi ; elle déborde la morphologie et renferme, nous le verrons, la solution du problème de l'adaptation.

3. *Adaptation et statistique.*

Toutefois, les naturalistes ne renoncent pas à résoudre le problème par la voie morphologique. Pour surmonter les graves difficultés qu'ils rencontrent et défendre le postulat de l'ajustement des formes aux conditions d'existence, ils utilisent, à titre de preuve complémentaire, l'argument statistique.

L'argument se présente suivant deux modes. L'un, d'inspiration lamarckienne, consiste à dénombrer, pour un organe donné et des conditions de vie déterminées, les formes concordantes relativement aux non concordantes. L'autre, d'inspiration darwinienne, consiste à envisager la fécondité comme un avantage facilitant la survivance des espèces particulièrement prolifiques.

a) S'il était prouvé que, dans un milieu donné, la très grande majorité des organismes revêt des dispositions analogues, ne faudrait-il pas admettre que ces dispositions correspondent aux conditions de ce milieu ? Certes, la constatation n'apprendrait rien de positif sur le mécanisme de la correspondance ; mais elle donnerait une présomption favorable, avec une quiétude apaisante.

En l'occurrence, disons-le tout de suite, la statistique n'apporte aucun résultat utile. L'analyse exacte des faits invoqués le prouve sans conteste. Tel celui de la palmure des pattes des Vertébrés aquatiques, exemple classique, qui paraît le plus propre à emporter la conviction. En effet, les orteils ou les doigts d'un grand nombre de ces Vertébrés sont liés par une membrane, souvent épaisse et toujours résistante, qui leur donne l'aspect d'une palette ou d'une rame. Cet aspect rapproché de la vie dans l'eau ou au bord de l'eau conduit les naturalistes à dire

que la palmure aide à la progression dans l'eau, qu'elle est un ajustement au mode d'existence.

Au premier abord, les faits semblent venir en foule, surtout pour les Oiseaux. A la condition de ne pas s'embarrasser d'un compte exact, le nombre des Oiseaux aquatiques à pieds palmés semble l'emporter de beaucoup sur le nombre de ceux qui ont les orteils libres. Mais il ne suffit pas de procéder au jugé ; il faut examiner avec précision la fréquence des pieds palmés parmi les animaux aquatiques et leur valeur adaptative, au sens morphologique.

Une statistique complète des pieds palmés serait un travail long et difficile ; bornons nos recherches à une région déterminée, suffisamment vaste et variée : nous obtiendrons des indications fort expressives. Parmi les Oiseaux aquatiques de la faune française, j'en compte 132 à pieds palmés, 5 à orteils largement bordés et 74 à orteils libres, ou pratiquement libres. En outre, je note l'existence d'Oiseaux franchement xérophiles à orteils palmés vers la base ou tout au moins bordés. Dans l'ensemble, le compte ne donne pas une majorité écrasante, tant s'en faut, aux Oiseaux aquatiques à pieds palmés ; même, les chiffres laissent place à un doute légitime. Au surplus, faudra-t-il voir de près ce que cette majorité renferme (1).

Touchant les Batraciens, la statistique se présente d'une autre manière. Parmi les 16 espèces d'Urodèles de la faune française, 3 seulement ont les orteils lobés ou palmés. Pour deux d'entre eux — Triton vulgaire et Triton palmé — la palmure est un caractère sexuel secondaire ; elle apparaît avec la parure de noces, au moment même où ces animaux vont à l'eau. Pour le troisième (*Spelerpes fuscus*) la palmure est constante, bien que l'animal n'aille jamais à l'eau et vive simplement sur des sols très humides. La majorité possède

(1) Voir p. 106.

donc des doigts et des orteils libres : la statistique donne un résultat négatif. L'étude du genre de vie n'apporterait-il pas quelques éclaircissements ? Les morphologistes ne s'en inquiètent guère ; nous y reviendrons en temps opportun. De même en est-il, du reste, pour les Batraciens anoures. Leurs orteils sont tous palmés à des degrés divers, bien qu'ils n'aient pas exactement tous le même genre de vie.

Au demeurant, la statistique est, ici, franchement stérile. Pire encore, elle induit en erreur. Soutenant un rapport de cause à effet entre une disposition morphologique et un habitat, du même coup elle suggère un mode de fonctionnement et un comportement qui, nous le verrons, ne répondent pas aux faits ; elle conduit à déduire ce comportement et ce fonctionnement de la morphologie, en dehors de tout examen direct et précis. Même réduite à elle-même, la statistique des pieds palmés manque de force démonstrative ; nous mesurerons l'étendue de son échec en reprenant la question d'un autre biais.

Un exemple plus récent, et non moins significatif, est fourni par l'étude de H. Heim de Balsac sur les Mammifères sahariens (1). L'une des particularités anatomiques de ces Mammifères touche aux bulles auditives. Ce sont, on le sait, des sinus osseux plus ou moins confluents, annexes de la caisse du tympan, situés au-dessous du conduit auditif externe. Constantes chez les Mammifères, ces bulles ont un volume variable suivant les groupes : à peu près nulles chez les Primates, elles sont nettes chez les Ongulés, plus encore chez les Félins, et parfois assez volumineuses chez les Rongeurs. Or, elles subissent une hypertrophie véritable chez les Mammifères sahariens désertiques ; de plus, la statistique fait

(1) H. Heim de Balsac, Biogéographie des Mammifères et des Oiseaux de l'Afrique du Nord. *Bull. biol.* Supp. XXI, 1936.

ressortir une coïncidence très frappante de cette hypertrophie et de l'habitat. Pour des habitats comparables, si distants soient-ils les uns des autres, chez des Mammifères d'espèces différentes, les bulles atteignent des dimensions du même ordre de grandeur, dimensions très supérieures à celles des bulles appartenant à des espèces voisines non désertiques. L'opposition est particulièrement nette chez *Ctenodactylus gundi* (Fig. 1) et deux espèces de Rongeurs désertiques, *C. Joleaudi* (Fig. 2), du sud-oranais, et *C. Vali* du désert lybique. Quand on met en série les Rongeurs des régions sahariennes et présahariennes, on constate que l'ordre de croissance des bulles correspond à la déshydratation croissante du milieu. La netteté du parallélisme impose l'idée de cause à effet.

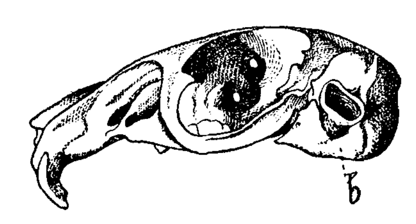


Fig. 1. — Crâne de *Ctenodactylus gundi*. Les bulles tympaniques (b) sont relativement peu développées (d'après H. Heim de Balsac).

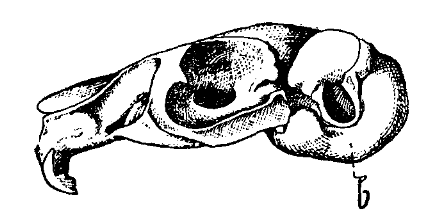


Fig. 2 — Crâne de *Ctenodactylus joleaudi*. Les bulles tympaniques (b) sont hypertrophiées (d'après H. Heim de Balsac).

Elle s'impose d'autant mieux que, dans une même espèce, l'hypertrophie des bulles s'accuse suivant les régions. Les bulles d'une Gerboise, *Scistopodes orientalis*, ont un volume minimum dans le Tell algérien et maximum dans le Daia (Sahara). De plus, le processus ne frappe pas que les Rongeurs : les bulles de *Fennec zerda* sont plus développées que celles du Renard et du Chacal ;

les bulles du Moufflon à manchettes, des Addax, des Dorcades qui vivent en régions désertiques sont plus volumineuses que celles des individus des mêmes espèces qui vivent en d'autres régions.

Bien sûr, toutes les espèces ne réagissent pas, notamment les Chéiroptères. Néanmoins, la statistique est éloquente : sur 41 espèces de la faune désertique examinées à ce point de vue, 36 ont des bulles hypertrophiées et 5 des bulles normales. L'action d'une influence désertique, déshydratation ou toute autre, ne paraît pas sérieusement contestable.

Mais alors surgit la question du mécanisme. Ces données statistiques suffisent-elles à prouver une *adaptation morphologique* à certaines conditions d'existence ? Encore faudrait-il savoir en quoi l'hypertrophie ajuste la conformation des animaux à la vie désertique et la facilite. Elle augmenterait, dit-on, la perception des vibrations et bruits divers du milieu ; elle ferait office d'amplificateur. Elle serait tout particulièrement utile dans le désert, qui renferme peu de corps vibrants. Dans ce milieu assez silencieux, les bulles auditives aideraient donc l'animal à recueillir et percevoir les moindres bruits ; elles l'aideraient, notamment, à trouver sa nourriture. Même, les herbivores entendraient vibrer les plantes, les fouisseurs percevraient mieux les vibrations du sol, etc... Dans l'ensemble, l'explication pêche par la base, car il n'est tout de même pas vrai que la caisse du tympan soit une caisse de résonnance. Pour ce qui est de recueillir les ondes sonores, les conques auditives jouent le rôle principal ; et, justement, ces conques sont plus réduites chez la plupart des Mammifères désertiques que chez les autres. Quant à l'assertion que les herbivores entendent vibrer les plantes, et les fouisseurs, le sol, ce sont de pures hypothèses imaginées pour satisfaire à une idée préconçue : nous n'en savons rien et n'en pouvons rien savoir.

Ce que nous savons, de façon sûre, et que H. Heim

de Balsac souligne, c'est que l'hypertrophie des bulles auditives correspond moins à une hypertrophie du tissu osseux, qu'à une sorte de laminage de la paroi. Celle-ci, fort amincie, est directement placée sous le tégument, de sorte que le moindre choc provoque une fêlure et une hémorragie grave.

En définitive, la statistique ne fait nullement ressortir ici une adaptation morphologique ; elle met en évidence une indiscutable action du milieu sur le mode de développement du tissu osseux, qui ne procure aucune aide à l'existence dans les conditions désertiques. Elle apporterait plutôt une gêne : nous retiendrons ce point.

De toutes façons, cet aspect de la statistique n'apporte, à la thèse de l'adaptation morphologique, aucun secours.

b) Sous son aspect plus spécialement darwinien la statistique donnerait-elle un meilleur résultat ? Au dire de très nombreux auteurs, l'adaptation résiderait dans la multiplicité des éléments sexuels. Plus nombreux sont ces éléments, plus grandes sont, pour l'espèce, les chances de survivre : quelle que soit l'importance des pertes, il restera toujours assez d'œufs « pour sauver l'espèce ». La question se trouve ainsi déplacée : l'adaptation porterait moins sur la forme des individus que sur la capacité de reproduction de l'espèce.

Deux faits sont indiscutables : l'énorme quantité d'éléments sexuels chez nombre d'êtres vivants ; — la destruction d'une portion considérable d'entre eux et la survivance d'une minorité, souvent infime. En peut-on légitimement déduire que la multiplicité des œufs augmente les chances de persister ? S'agit-il d'une adaptation, d'une mise en accord de l'activité des glandes sexuelles et des conditions de vie ?

Les conditions de vie que les naturalistes envisagent en l'occurrence sont, surtout, le parasitisme et la vie fixée. Sans nul doute, l'extrême fécondité est fréquente parmi les parasites. Le cycle compliqué des Trématodes

digénétiques — telle la Douve du foie — comprend une double multiplication des germes ; les milliers d'œufs des Anodontes et des Unios, ces Mollusques bivalves des eaux douces, correspondent à l'existence d'un hôte intermédiaire ; les Coléoptères vésicants, dont le développement s'effectue aux dépens des Hyménoptères mellifères, pondent également des œufs en abondance. Et la liste serait longue de tous les cas analogues : pour tous, la rencontre de l'hôte favorable est livrée au hasard.

Tout cela est exact. Mais cette excessive production est-elle l'apanage des parasites ? Pour ce qui est des plantes, notamment, le parasitisme n'y change rien ; toutes produisent des graines en quantité considérable. Faut-il envisager, alors, leur vie fixée ? Celle-ci s'accorde avec l'autofécondation aussi bien qu'avec la fécondation croisée et des processus de reproduction asexuée. Les animaux fixés se comportent de façon parallèle. La difficulté de rencontre des éléments sexuels n'entre donc pas en ligne de compte ; et les occasions de perte d'œufs ou de graines sont, souvent, pour ces organismes, bien plus la conséquence que la cause de leur fécondité : celle-ci ne crée pas pour eux un véritable avantage.

Elle le crée moins encore pour les organismes libres. Si les observateurs tournaient l'attention vers eux, ils renonceraient tout de suite à l'idée que l'abondance des produits sexuels répond à une adaptation. En effet, les animaux prolifiques, à larves libres, sont loin d'être exceptionnels. Bien des Lamellibranches, fixés ou non, pondent des milliers d'œufs, tout comme les Unios. Ainsi en est-il de bien d'autres Invertébrés. Ainsi en est-il, également, des Poissons, tels les Gadidés, les Salmonidés parmi les Téléostéens, divers Esturgeons. De toutes les larves, de tous les alevins qui éclosent, une grande quantité disparaît sous des influences diverses. Notamment, ils servent d'aliments à d'autres animaux, si bien que le nombre de ceux qui parviennent à l'état adulte est, proportionnellement, assez faible.

Prétendra-t-on que la multiplicité des œufs émis est fonction de l'intense destruction ? qu'elle est une « adaptation » à toutes les causes de destruction ? Cela reviendrait, en somme, à dire que l'adaptation, pour ces animaux, consiste à nourrir un certain nombre d'autres animaux, voire les individus de leur espèce, car un Poisson avale, fréquemment, un alevin de son espèce. L'absurdité même de l'interprétation dispense d'y insister. Simplement, il convient de remarquer que les destructions sont proportionnelles au nombre des objets. De sorte que, en principe, les chances de survie ne sont sans doute pas moindres pour un organisme à faible fécondité que pour un organisme très prolifique.

La façon de pondre, du reste, entraîne parfois une perte considérable. J'ai pu le constater dans un cas très précis. Les Tachinaires, Mouches parasites, produisent habituellement un assez grand nombre d'œufs ; les larves se développent aux dépens de larves d'autres Insectes. Parmi les Tachinaires, les unes éparpillent leurs œufs sur les feuilles de diverses plantes, les autres les déposent directement sur l'hôte. Le premier procédé, qui est aussi celui des *Oncodes*, Mouches parasites d'Araignées, ramène à celui des Vésicants, des Trématodes, des Unios ; il entraîne de lourdes pertes d'œufs, qui ne rencontrent pas les conditions favorables à leur développement ; on ne saurait considérer ces pertes comme « adaptatives ». Le second procédé, en revanche, devrait être particulièrement économique. On concevrait que, circulant d'une victime à l'autre, la femelle dépose un œuf sur chacune d'elles et n'en dépose qu'un. Les pertes se réduiraient ainsi à celles de l'hôte lui-même. Or, les choses ne se passent pas ainsi. Comme si la Mouche pondeuse s'attachait à un lot de victimes — larves de Criocères en l'occurrence — éparpillées sur les rameaux d'un pied d'Asperge, elle passe d'une larve à l'autre et pond, chaque fois, un œuf, un seul, sur le tégument.

Mais, tournant sans cesse autour du même lot, sans cesse elle revient là où elle a déjà pondu ; dès lors, parmi les larves de Criocères, les unes portent 5, 6 et même 10 œufs de Tachinaire, d'autres demeurent indemnes. Les conséquences de la manœuvre sont fort claires. A de rares exceptions près, les œufs du Diptère éclosent ; les jeunes larves pénètrent à l'intérieur de l'hôte et s'emploient à le dévorer. Or, sa substance peut suffire pour une, deux au plus ; les autres sont vouées à une mort certaine.

Ainsi, placées dans des conditions très favorables à la limitation des pertes, les femelles répandent leurs œufs de telle sorte que la majorité périt. Le nombre d'œufs que pond cette femelle importe peu. Quel qu'il soit, ce nombre dépasse, et de beaucoup, les probabilités de rencontre de l'hôte convenable : et telle est bien exactement la question. Elle s'éclaire ici, du fait que la femelle « dirige », en quelque sorte, sa ponte, et la dirige si mal que, plaçant en apparence ses œufs dans les conditions les meilleures, elle en place, en réalité, le plus grand nombre dans les pires conditions. Dès lors, la fécondité apparaît ici avec sa signification véritable : la manifestation brutale d'une grave imperfection.

Et telle est bien la conclusion qui se dégage de l'ensemble des faits du même ordre. Là où l'opinion courante voit une adaptation « dans l'intérêt de l'espèce », se trouve, bien au contraire, un fonctionnement mal réglé. Comment, en effet, ne pas mesurer toute l'énergie consommée par la formation des éléments sexuels et leur développement, par le développement des œufs, par l'activité des larves ? Qu'il s'agisse de parasites ou d'organismes constamment libres, plus grande est la fécondité, plus grande est la consommation d'énergie en pure perte, perte sans contre-partie.

Ainsi, loin de montrer l'excessive fécondité comme une « adaptation », la statistique en fait ressortir la nocivité, l'opposé d'une adaptation.

La statistique, pourtant, n'est pas inutile. Montrant l'existence, très probable en certains cas, de relations entre une conformation et un milieu, elle donne une indication qu'il s'agit de comprendre. Si nous nous enfermons dans le *credo* de l'adaptation morphologique nous ne saisirons pas le sens de ces relations, nous ne sortirons pas de l'impasse. Seule, une analyse méthodique et complète des faits nous renseignera. Nous l'aborderons plus loin.

4. *La préadaptation.*

Aboutir à cette conclusion, mettre en relief l'incapacité des théories morphologiques à fournir une solution valable de l' « adaptation », devrait convaincre les plus rétifs que la solution ne réside pas dans l'ajustement de la forme ou de certaines activités fonctionnelles aux conditions d'existence. Mais tant est puissant le postulat morphologique, que les naturalistes imaginent une dernière hypothèse : la *Préadaptation.*

Proposée par Davenport, reprise et défendue par Cuénot, l'hypothèse consiste à admettre que les organismes varient indépendamment de toute condition du milieu. Quand l'un d'entre eux a varié, ses dispositions morphologiques nouvelles ne se trouvent plus en accord avec l'existence qu'il menait ; il cherche donc le milieu auquel s'ajusteraient ces dispositions.

La sélection interviendrait. Elle agirait « en laissant rapidement sortir de la masse des *préadaptés* ceux qui présentent la meilleure constitution par rapport à un milieu déterminé ; mais elle ne les fabrique pas par additions graduelles. Cette meilleure constitution se traduit objectivement par une fécondité plus grande ou une résistance physiologique supérieure, ce qui revient au même... » « Tout se passe comme si la nature, voulant la perpétuation et l'extension de la Vie, donnait avant tout une prime à la fécondité et suscitait à l'intérieur de l'es-

pèce des préadaptations en divers sens qui, au moment des crises, sauvent l'espèce en étendant son aire » (1).

Plus encore peut-être que les précédentes, et ce texte le montre, l'hypothèse préadaptionniste est une vue arbitraire, extérieure aux faits. Elle prête aux animaux la possibilité d'accomplir de véritables prodiges : chercher et trouver le « milieu déterminé » où règnent les conditions favorables à leur existence quand ils ont varié. L'exemple classique, celui des animaux cavernicoles, qui prétend appuyer l'hypothèse, en fait clairement ressortir l'inanité. Nombre de cavernicoles sont aveugles et l'on admet, *a priori*, l'existence d'une relation entre la cécité et la vie dans les milieux obscurs. Non pas que l'obscurité crée la cécité, car la preuve semble faite que la perte des yeux précède la vie dans les cavernes ; seulement, devenu aveugle, désormais en état d'infériorité vis-à-vis des voyants au milieu desquels il se trouve, l'animal doit rencontrer un milieu qui rende la vision inutile, tous ses habitants étant incapables de voir. Ce milieu ne peut être qu'une caverne entièrement close et complètement obscure : le prodige est que l'aveugle, guidé par la « sensibilité différentielle », cherche ces cavernes comme s'il en connaissait l'existence, et les trouve.

Ce simple exposé dispense de tout commentaire. Toutefois, ne nous privons pas de remarquer que le peuplement des cavernes dépend d'un déterminisme bien différent. La cécité n'y joue aucun rôle, car les cavernicoles ne sont pas tous aveugles ; tous sont des hygrophiles, que l'humidité attire et retient. Or, dans les grottes peuplées d'animaux règne une humidité constante. Les animaux y parviennent par les fissures du sol, descendent de plus en plus bas vers l'humidité, à mesure quel a surface se dessèche. Aveugles ou non, ces animaux vivent habi-

(1) L. Cuénot, La mort différenciatrice. *Archives de Philosophie*, 1928, p. 90.

tuellement dans des milieux humides, sous les pierres ou sous les amas de feuilles.

En réalité, la Préadaptation n'explique rien. Elle exprime, en termes compliqués et d'allure mystérieuse, un simple truisme : plante ou animal ne vivent, ou n'utilisent un organe, que s'ils en ont les moyens. Deux observations, très simples, remettent toutes choses en place :

Explorant un jour l'estomac de quelques Truites, je trouve dans l'un d'eux, un petit Coléoptère, un Dytiscide. L'Insecte séjournait là depuis 14 ou 15 heures, au moins, en supposant qu'il ait été avalé peu avant la capture du Poisson. Il remuait légèrement les pattes et, remis dans l'eau, il a repris peu à peu toute son activité. A coup sûr, dans ce milieu, il respirait mal ; il n'en a pas moins manifesté une « résistance physiologique supérieure » et l'on sait que la résistance à l'asphyxie est fréquente chez les Insectes : dirons-nous qu'elle est une préadaptation à une condition de vie accidentelle, à la possibilité d'être avalé par un Poisson avec les moyens d'attendre une éventuelle libération ?

Les gencives humaines seraient-elles « préadaptées » à la chute de la denture et à sa suppléance par un appareil de prothèse ? Car chacun sait combien facilement les tissus des gencives humaines s'adaptent à la mastication que permettent les dents artificielles, combien grande est, en somme, leur « résistance physiologique ».

CHAPITRE IV

MÉTABOLISME ET MORPHOLOGIE

Ainsi, par quelque côté que l'on aborde la question du point de vue morphologique, on aboutit à un échec complet : se trouverait-on dans une véritable impasse ?

C'est bien d'une impasse qu'il s'agit. Mais ce qui ferme les issues à une solution valable, ce n'est pas la question même de l'adaptation, c'est la façon dont on la prend. L'impasse résulte de l'obstination à s'enfermer dans la morphologie, à vouloir résoudre un problème en négligeant, par principe, une importante partie de ses données.

Assurément, tout ce qui a trait à la forme extérieure et à celle des organes doit retenir l'attention : la morphologie est un aspect des manifestations vitales. Seulement, elle n'en est pas l'aspect exclusif, ni même l'aspect dominant. Elle est un signe extérieur, particulièrement commode pour l'observateur ; mais ce signe ne donne par lui-même aucun renseignement direct et, moins encore, précis, sur l'ensemble des manifestations vitales.

D'évidence, la forme dépend des processus généraux essentiels qu'expriment les échanges de l'organisme avec le milieu extérieur. Et ces échanges sont tels, nous l'avons indiqué, que tout ce qui se passe dans le milieu retentit sur l'organisme, et réciproquement. Dès l'instant où le protoplasme s'est différencié dans le milieu, qu'il ait

acquis ou non une forme définie, que des organes se soient ou non morphologiquement séparés les uns des autres, l'être vivant respire, s'alimente, excrète, etc... : il ne vit, et ne continue de vivre et de s'accroître que par ses échanges mêmes. La forme de son corps et de ses organes, ses réactions diverses dépendent directement de cette liaison constante et nécessaire avec le milieu, de tous les processus intimes qui en résultent — et que désigne clairement le terme de métabolisme. Il ne faut jamais perdre de vue que les modalités de ce métabolisme découlent autant des particularités constitutionnelles qui caractérisent les divers protoplasmes que des éléments du milieu avec lequel se poursuivent ses échanges.

La forme qu'un organisme acquiert à un certain moment, un état constitutionnel étant donné, dépend donc à la fois de la qualité et de la quantité des échanges à ce moment. De même en dépendent le mode d'activité et les réactions de cet organisme ; ils en dépendent directement et indépendamment : ni le mode d'activité, ni les réactions ne déterminent une forme plutôt qu'une autre ; pas davantage les caractères morphologiques ne dominent ou ne dirigent les autres manifestations vitales. Toutes ensemble sont concomitantes ; elles expriment, chacune pour leur compte, le résultat du métabolisme : cette essentielle notion donne la solution même du problème de l'adaptation.

1. *Métabolisme et morphogénèse des végétaux.*

L'analyse des conditions d'échanges des végétaux montre, de façon particulièrement concrète, l'ensemble de ces considérations et de ces faits.

Les travaux fondamentaux de Molliard, ceux de Combes et de divers autres physiologistes, singulièrement démonstratifs, mettent en évidence l'influence directe et dominante des échanges sur la morphogénèse.

Les recherches de Molliard, faites avec toute la rigueur désirable, consistent à faire développer des plantes dans

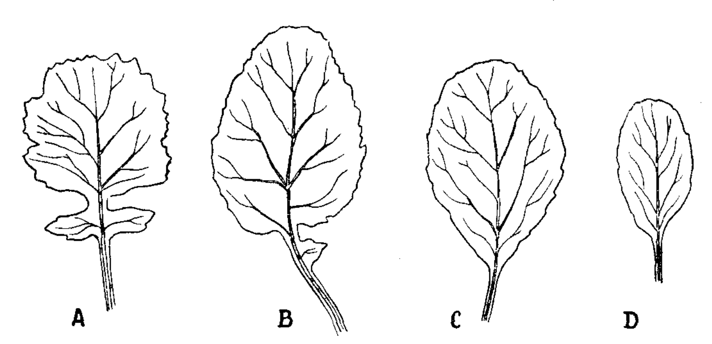


FIG. 3. — Feuilles de Radis cultivés.
A. sur milieu minéral seul.
B. sur milieu additionné de 2 % de glucose.
C. sur milieu additionné de 10 % de glucose.
D. sur milieu additionné de 15 % de glucose (d'après Molliard).

des conditions de nutrition exactement déterminées. A l'aliment minéral habituel, l'expérimentateur ajoute du saccharose ou

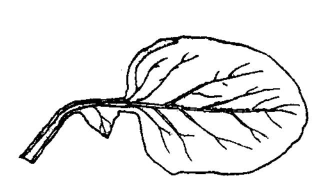


FIG. 4. — Feuille de Radis cultivé sur milieu renfermant 5 % de Saccharose (d'après Molliard).

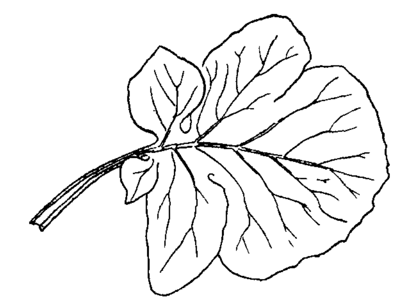


FIG. 5. — Feuille de Radis cultivé sur milieu renfermant 5 % de lévulose (d'après Molliard).

du glucose. Dans les conditions de l'expérience, ces glucides se substituent à l'assimilation chlorophyllienne, en

même temps qu'ils introduisent dans la plante une substance qui ne lui est pas habituelle. Le métabolisme de la plante utilisée — le Radis — se trouve ainsi franchement modifié ; il est modifié dès le début de la germination, bien avant que les organes de la plante se soient formés. Ceux-ci se formeront donc

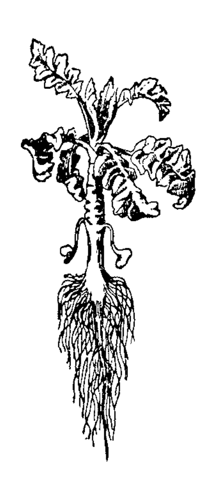


Fig. 6. — Radis cultivé sur milieu renfermant 5 % de glucose (d'après Molliard).

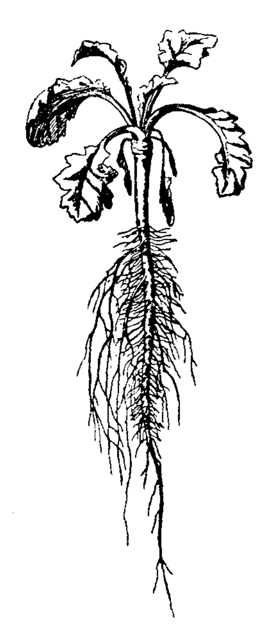


Fig. 7. — Radis cultivé sur milieu renfermant 10 % de saccharose, en tube fermé (d'après Molliard).

sous l'influence de ce métabolisme nouveau, et la forme qu'ils acquerront dépendra aussi bien de la nature du milieu que de la constitution initiale de la matière vivante — la graine. Or, suivant le glucide utilisé, et suivant la dose, l'ensemble du développement varie, spécialement la forme des feuilles et le nombre des faisceaux libériens. Pour ce qui est des feuilles (Fig. 3, 4 et 5), leur

contour se modifie. Les lobes inférieurs tendent à disparaître et n'existent plus pour les Radis cultivés dans une solution de glucose à 5 % (Fig. 6). Les contours prennent un aspect très découpé pour des Radis cultivés dans une solution de saccharose à 10 %, d'abord en tube fermé (Fig. 7), puis en tube ouvert (Fig. 8). Naturellement, les sucres n'interviennent pas seuls. C'est ainsi que, se développant sur un milieu contenant 5 % de glucose



Fig. 8. — Radis cultivé sur milieu renfermant 10 % de saccharose, en tube ouvert. Plante du même âge que celle de la figure 7 (d'après Molliard.)

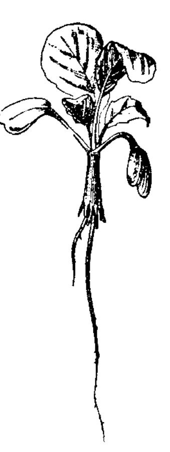


Fig. 9. — Radis cultivé sur milieu renfermant 5 % de glucose et 2 % d asparagine (d'après Molliard).

additionné de 2 % d'asparagine, substance azotée, les Radis poussent des feuilles relativement simples (Fig. 9). Outre ces modifications des feuilles, d'autres inter-

viennent, dont les figures donnent une idée, et qui témoignent que les conditions du milieu influencent le métabolisme tout entier.

Des expériences pratiquées dans des conditions semblables sur un Lizeron, l'Ipomée, donnent des résultats analogues.

L'important est de constater que les modifications morphologiques provoquées sont *spécifiques*, et caractéristiques des substances absorbées. Elles traduisent directement, et exclusivement, le métabolisme. On se rend bien compte, d'ailleurs, qu'elles ne sont en aucune façon modelées sur l'environnement : à cet égard, ces modifications morphologiques sont quelconques.

Et ceci mène à une remarque importante. Molliard indique que les modifications de structure, telle que la multiplication des tubes libériens, provoquées par l'accumulation des sucres, sont de même nature que les modifications provoquées par l'air sec ou un éclairement intense. On en conclut que les modifications du milieu provoquent d'abord l'accumulation de substances analogues à celles que l'expérimentateur introduit ; la morphogenèse vient après, nettement consécutive au métabolisme (1).

Les expériences de Combes, celles de plusieurs de ses élèves, notamment de M.-Th. Gertrude, apportent confirmation par une autre voie, la voie analytique. Elle consiste à cultiver des individus de même espèce dans des conditions de milieu extérieur différentes, à préciser l'activité métabolique végétale et ses répercussions morphologiques dans les diverses conditions. Combes (2) examine l'influence de la température et de l'éclairement sur les échanges azotés d'une plante ligneuse, le Hêtre. L'in-

(1) M. Molliard, Action morphogénique de quelques substances organiques sur les végétaux supérieurs. *Rev. gén. Bot.*, 1907.

(2) R. Combes, Action du milieu extérieur sur le métabolisme végétal. *Rev. gén. Bot.*, 1934.

fluence est évidente. Les processus de protéogenèse des plantes vivant en plein air prennent, une seule fois dans l'année, une prédominance assez accusée pour vider les tissus des substances azotées solubles. En revanche, les mêmes processus se renouvellent à quatre reprises, chez les plantes de serre chaude, en l'espace de six mois — fin avril au début de novembre.

Ce changement de rythme s'accompagne de modifications de l'évolution morphologique. Tandis que les plantes de plein air développent leurs bourgeons en une seule fois et en quelques jours, au cours de l'année, les plantes de serre chaude les développent pendant plusieurs mois et d'une façon qui tend à devenir continue.

La comparaison de plantes de même espèce, les unes vivant immergées, les autres en plein air, faite par M.-Th. Gertrude, donne des indications non moins expressives (1). M.-Th. Gertrude utilise une Véronique (*Veronica anagallis*) qui pousse également dans l'air et dans l'eau. La forme des individus immergés (Fig. 10) diffère assez sensiblement de celle des individus qui poussent à l'air libre (Fig. 11). Les feuilles sont sensiblement plus grandes ; elles atteignent, en moyenne, 70 à 80 mm. de longueur au lieu de 40 mm., et 10 à 20 mm. dans la plus grande largeur au lieu de 12 mm. ; elles sont sensiblement plus minces, leurs tissus moins différenciés et les lacunes plus nombreuses. Les cellules épidermiques contiennent de la chlorophylle. Des stomates existent sur les deux faces des feuilles submergées ; mais, pour une même surface, leur nombre est nettement réduit. De même est réduit le nombre des vaisseaux ligneux et libériens. Il n'y a pas lieu d'insister ici sur d'autres différences, également caractéristiques.

L'essentiel est de noter qu'à ces différences morpholo-

(1) M. Th. Gertrude, Métabolisme et morphogenèse en milieu aquatique. *Rev. gén. de Bot.*, 1937.

giques correspondent d'importantes particularités du métabolisme. Sous l'eau, la plante forme, dans un temps donné, plus de matière végétale qu'elle n'en forme dans

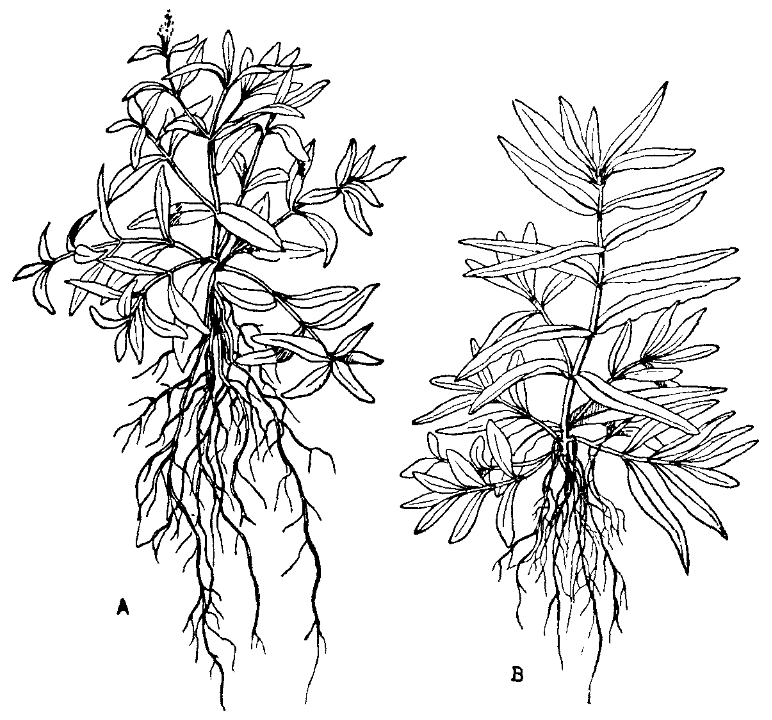


Fig. 10. — *Veronica anagallis* : A. plante d'air (d'après M. Th. Gertrude).

Fig. 11. — *Veronica anagallis* : B. Plante d'eau (d'après M. Th. Gertrude).

l'air ; naturellement, les tissus sont plus riches en eau, mais ils la retiennent moins énergiquement. La matière végétale formée absorbe et fixe plus de minéraux ; elle élabore sa substance organique azotée et sa substance organique phosphorée avec une activité plus grande. La

lipogenèse est, elle aussi, plus intense, et dans les mêmes proportions. En revanche, la synthèse des glucides est deux à trois fois moindre dans l'eau que dans l'air. Enfin, la matière végétale construite sous l'eau respire tout autrement que la matière végétale construite dans l'air. L'intensité respiratoire des plantes immergées, mais extraites de l'eau, est notablement plus grande. En définitive, les deux métabolismes sont très différents l'un de l'autre à tous égards.

Or, sans conteste, la construction de ces substances précède l'édification des formes ; cette édification s'établit, avec des matériaux non comparables, au fur et à mesure que ces matériaux eux-mêmes se produisent. Et l'on ne saurait dire que le résultat morphologique soit spécialement adapté au milieu dans lequel vit la plante. Constatons simplement que les stomates qui se différencient sous l'eau ne fonctionnent pas et qu'en dépit d'une chlorophylle relativement abondante la plante élabore moins de glucides. Cette élaboration déficiente tient à l'intensité de l'éclairement : divers expérimentateurs ont montré que la diminution de l'éclairement, sur les plantes vivant à l'air, provoque la production de feuilles à caractères d'organes immergés.

En outre, il est tout à fait significatif que des individus bien développés extraits de l'eau et mis à l'air — ou inversement — donnent, dans les conditions nouvelles, de jeunes pousses qui possèdent les particularités caractéristiques de ce milieu. Le changement de conditions modifie les échanges ; progressivement l'équilibre métabolique s'établit, et l'édification des formes correspondantes s'ensuit. Une expérience antérieure de R. Combes montre bien, d'ailleurs, que l'on peut faire pousser sous l'eau des plantes à caractères structuraux propres aux individus poussant dans l'air : feuilles de faible surface, nombreux stomates, différenciation plus marquée des tissus, etc. Pour obtenir ce résultat, il suffit de cultiver les plantes dans une eau contenant 10 %

de glucose (1). Les caractères structuraux dépendent donc bien de la nature des échanges, et non d'un ajustement des formes aux conditions d'existence. Aucun d'eux, par exemple, ne correspond à l'immersion, ni davantage à la vie en plein air ; seule est en cause la nutrition et les influences qui la dominent.

La production de chlorophylle, celle des tubes criblés en sont une autre et remarquable illustration. Suivant l'opinion courante, le verdissement des feuilles serait une condition nécessaire à la captation et au dédoublement de l'acide carbonique de l'air et à la synthèse des sucres ; l'absence de chlorophylle entraînerait l'étiolement des plantes. Mais, en réalité, Molliard l'a prouvé, le processus de synthèse commence et se poursuit dans les tissus de la feuille, la formation de chlorophylle est l'une de ses conséquences. Et l'on peut dire que, relativement au mode de vie, le verdissement est une disposition quelconque. Placé dans des conditions suffisantes, tout tissu végétal verdit, les racines même, ainsi que l'a montré Gautheret (2).

D'autres productions végétales sont justiciables d'une démonstration analogue. La formation de stomates sur des feuilles développées en milieu liquide, expérimentalement constatée par Molliard (3), et revue par Combes, indique sans discussion que « le milieu liquide ne peut à lui seul, d'une manière directe et immédiate, agir sur le développement des stomates dans les organes foliaires ». Le milieu liquide intervient par l'ensemble des conditions qu'il détermine. Peut-être pourrait-on songer à la valeur des variations de la pression gazeuse, atténuée, dans les plantes poussant en milieu aquatique, du fait

(1) R. Combes, Production expérimentale chez une plante immergée des caractères de structure propres aux organes aériens. *C. R. Ac. Sc.*, 1936.

(2) R. J. Gautheret, *Recherches sur la formation de la chlorophylle dans les racines.* Thèse Fac. Sc. Paris, 1935.

(3) M. Molliard, Sur l'appareil stomatique du Radis cultivé au sein de milieux aquatiques. *C. R. Soc. de Biol.*, 1933.

de la diminution de la chlorophylle et de l'existence de grandes lacunes. Ne serait-ce pas, du reste, pour la même raison que les feuilles aériennes sans chlorophylle sont le plus souvent dépourvues de stomates : telles les pétales, les feuilles des plantes parasites ? Là encore le métabolisme est au point de départ ; il dirige la morphogenèse, mais de telle sorte qu'elle est entièrement quelconque. Ce n'est pas en elle que réside l'adaptation : seul importe l'équilibre des échanges du complexe organisme × milieu.

Nous comprendrons alors le résultat d'une expérience de Bordage qui, à première vue, semble favorable à l'idée de l'hérédité des caractères acquis (1). Semées dans un climat dont les conditions générales atténuent les différences saisonnières, les graines de Pêcher donnent naissance à des arbres dont le feuillage devient subpersistant au bout d'un certain temps. L'influence de la température, celle de l'éclairement, d'autres encore peut-être, s'exercent sur le métabolisme du végétal tout entier. La formation des graines procède forcément de ce métabolisme. Dès lors, le caractère « subpersistance du feuillage » n'est pas communiqué par le Pêcher à ses graines. Celles-ci se forment comme se forment tous les organes au cours de la végétation : la subpersistance traduit la modification de leur métabolisme, sous l'influence des conditions de l'existence. Relativement à elles, la subpersistance du feuillage est quelconque. A cet égard, du reste, il convient de remarquer que, sous tous les climats, existent des plantes à feuillage caduc et d'autres à feuillage persistant : le métabolisme de chacune d'elles est toujours fonction des échanges avec l'extérieur, mais ces échanges s'effectuent avec des organismes différents ; les éléments du complexe n'étant pas les mêmes, l'équilibre s'établit de manière différente.

(1) Edm. Bordage, A propos de l'hérédité des caractères acquis, *Bull. scient.*, 1910.

Les modifications de cet équilibre se produisent, d'ailleurs, sous des influences variées : constamment elles portent sur l'organisme entier, y compris la formation des éléments sexuels. Une mutilation suffit pour modifier, et parfois profondément, l'équilibre des échanges de la plante et entraîner une variation morphologique.

La première indication dans ce sens est fournie par Bordage (1). Elle est relative à un Papayer mâle, décapité au moment où il allait fleurir. Peu après l'accident, « deux bourgeons, situés à l'aisselle de deux feuilles venant directement au-dessous de la surface de section se développent, provoquent une dichotomie terminale. Ensuite, au bout de quelque temps, chaque branche de cette dichotomie fleurit, donnant des fleurs femelles qui furent suivies de fruit » : le Papayer avait changé de sexe. Cette observation a été confirmée, en 1901, par Heckel et en 1903 par J. Jorns ; aucune incertitude n'existe donc à son sujet. Bordage constate que la mutilation provoque une grande activité de circulation de la sève.

Le cas du Papayer n'est pas isolé. Molliard (2) a obtenu, par mutilation, des modifications du Chanvre. En coupant l'axe principal au-dessus du nœud correspondant aux premières feuilles, deux rameaux axillaires se développent. Ceux-ci portent des feuilles isolées, le plus souvent simples, alors que, normalement, elles présentent 3 à 5 folioles. Molliard note, à ce propos, que les feuilles des rameaux qui se développent sur les souches d'arbres coupés ont toujours une forme plus simple et moins régulière que celle des feuilles des rameaux normaux. Il l'a constaté notamment chez plusieurs individus d'Armoise, accidentellement sectionnés.

Qu'il y ait, à la suite d'une mutilation, une variation

(1) Edm. Bordage, Variation sexuelle consécutive à une mutilation chez le Papayer commun. *C. R. Soc. de Biol.*, t. 52, 1898.

(2) M. Molliard, Sur certains rameaux de remplacement chez le Chanvre. *Bull. Soc. Bot. fr.*, 1903.

du métabolisme, Molliard et Bordage l'expriment sans détour. Aussi bien cela ressort-il des faits. L'action locale retentit sur la plante entière ; tous ses éléments y participent, sans en excepter les éléments sexuels, comme le prouve le changement de sexe du Papayer. Au surplus, Combes apporte la preuve directe de cet effet du traumatisme chez les Végétaux. En mutilant des feuilles de Hêtre suivant une surface définie, et les comparant à des feuilles très voisines du même arbre, mais intactes, il constate une migration très appréciable des substances azotées durant la nuit en l'espace d'une dizaine d'heures, et une entrée de ces mêmes substances, très active pendant le jour. L'action du traumatisme commence à se faire sentir 4 heures après (1).

Des expériences analogues, faites en incisant des pétales sur le tiers de leur longueur, ou en arrachant les étamines de *Lilium croceum*, donnent des résultats concordants (2).

Confirmant ces recherches de Combes, Hermann von Guttenberg indique qu'il ne s'agit pas simplement d'une suractivation, mais aussi de modifications qualitatives. C'est ainsi que du saccharose apparaît chez le Houx, où il n'existe pas normalement, et des glucosides chez le Lierre.

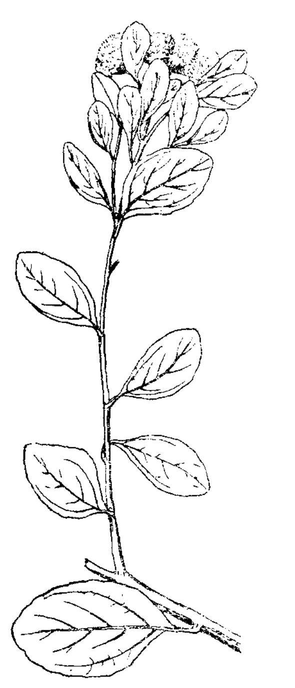
En outre, le traumatisme provoque peut-être des phénomènes électriques. Tout au moins Lourau-Dessus constate que les mouvements du protoplasme à l'intérieur des cellules (cyclose) sont provoqués ou activés, d'abord dans les cellules voisines des cellules sectionnées, puis gagnent de proche en proche, leur vitesse allant croissant (3).

(1) R. Combes, Influence de l'excitation traumatique sur les phénomènes de migration chez les végétaux. *Bull. Soc. philom.* Paris, 1928.

(2) R. Combes, Action des traumatismes sur la migration des protides du périanthe. *Rev. gén. Bot.*, 1939.

(3) M. Lourau-Dessus, Quelques observations sur les mouvements protoplasmiques. *C. R. S/c. Biol.*, t. 99, 1928.

De son côté, H. Humbert apporte une observatio suivie et prolongée, sur les effets des mutilations pro voquées par le feu (1). A Madagascar, les indigène



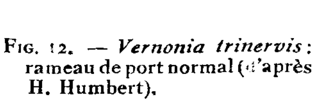


Fig. 12. — *Vernonia trinervis* : rameau de port normal (d'après H. Humbert).



Fig. 13.— *Vernonia trinervis* : rameau de la région soumise aux feux (d'après H. Humbert).

incendient périodiquement la brousse et détruisent la végétation. Certaines plantes, pourtant, résistent et

(1) Henri Humbert, Les Composées de Madagascar. *Mém. Soc. linnéenne de Normandie*, t. 23, 1923.

repoussent, souvent modifiées. Un exemple suffira : *Vernonia trinervis* change parfois d'aspect au point que la plante régénérée, considérée comme une espèce distincte, a été décrite sous le nom de *Vernonia capitata* : au lieu de feuilles larges, planes, ovales, caractéristiques de la plante normale (Fig. 12), elle acquiert des feuilles étroites et dressées ; les capitules se rapprochent en une tête compacte, entourée par des feuilles jouant le rôle d'involucre (Fig. 13). L'importance de cette véritable et vaste expérience ne saurait échapper.

Tous les faits convergent donc quant aux conséquences des traumatismes sur l'ensemble d'un végétal. A leur tour, ils apportent une preuve nouvelle que l'édification des formes, aussi bien que l'état constitutionnel, dépendent des conditions dans lesquelles s'effectue le métabolisme. Le changement de sexe, d'une part, les variations morphologiques d'autre part en sont des manifestations frappantes. Et, constamment, ces résultats du métabolisme sont, quant aux conditions de vie, entièrement quelconques. Qu'un Papayer soit mâle ou femelle, que des feuilles soient simples, dentées, ou découpées en folioles, larges ou étroites, planes ou dressées, que les capitules soient groupés ou non, les conditions de vie restent les mêmes ; seuls ont varié les échanges du complexe organisme × milieu (1).

2. *Métabolisme et morphogenèse des animaux.*

Les effets des mutilations sur le métabolisme ne sont pas spéciaux aux plantes. Depuis longtemps on connaît les répercussions des interventions chirurgicales sur

(1) J'ai lu quelque part que ces faits démontraient l'hérédité des caractères acquis. Il est à peine besoin de dire que rien n'est plus inexact. La plante mutilée ne fait pas souche de descendants mutilés. Les produits sexuels ont changé sous l'influence d'une nutrition différente. Et c'est tout autre chose.

l'état général des opérés. A leur sujet, Escarras (1) fournit d'importantes précisions. Il mesure le métabolisme général d'un certain nombre de Cobayes, qu'il sépare en deux lots. A ceux du premier lot, il incise la paroi abdominale sur une longueur de 2 cm. environ, et puis il suture. L'hémorragie est pratiquement nulle et le choc insignifiant.

A ceux du second lot, il dilacère superficiellement les muscles de la région postérieure de la cuisse à travers une courte incision de la peau. Le sciatique et ses branches sont respectés. L'hémorragie est très abondante.

Les deux opérations sont pratiquées sans anesthésie.

Les résultats sont d'une remarquable netteté. Les mesures du métabolisme, faites 45 minutes, puis 24 heures après, puis de 2 jours en 2 jours jusqu'au 8e jour après l'opération, montrent une augmentation, atteignant 30 % jusqu'au 3e jour, diminuant ensuite et tombant au-dessous de la moyenne. En outre, l'expérimentateur observe une certaine relation entre la nature de l'intervention et ses résultats.

Ces traumatismes ont-ils une répercussion morphologique ? Sans le moindre doute, nous sommes en droit de leur attribuer des faits nombreux, particulièrement ceux qui ont trait aux régénérations.

A la suite de mutilations, accidentelles ou provoquées, nombre d'animaux régénèrent la partie perdue. Souvent le nouvel organe diffère assez sensiblement de celui qu'il remplace. W. Bateson (2) constatant que le tarse de diverses Blattes comptait seulement 4 articles au lieu de 5, caractéristiques du tarse normal de ces espèces, admettait que la réduction dépendait d'une régénération. Edm. Bordage (3) en a administré la preuve expérimen-

(1) A. Escarras, Influence du traumatisme chirurgical sur le métabolisme chez les Cobayes. *C. R. Soc. Biol.*, t. 130, 1939.
(2) W. Bateson, *Materials for the study of variation.* London, 1894.
(3) Edm. Bordage, Sur la régénération tétramérique du tarse des Phasmides. *C. R. Acad. Sc.*, 1897.

tale en opérant sur d'autres Orthoptères, des Phasmides.

A propos de ces faits bien établis, A. Giard constate que les cas où les parties régénérées diffèrent de la partie amputée sont, à la fois, nombreux et clairs. La queue régénérée de certains Lézards porte une écaillure différente de celle du groupe auquel ils appartiennent ; les pattes d'Axolotls repoussent après amputation, mais sont polydactyles, de même que celles d'une Salamandre, étudiée par Giard lui-même, etc. (1).

On ne saurait douter que cette restitution dissemblable de parties perdues ne traduise la modification du métabolisme provoquée par une amputation. Sans doute, des preuves directes font défaut, car les animaux se prêtent moins bien que les plantes à l'analyse des échanges ; mais comment comprendre autrement ces formes hétérotypiques ? On en voit, d'ailleurs, les conséquences : quel que soit l'animal qui subit une mutilation, et quel que soit l'organe mutilé, l'organisme entier en reçoit le contre-coup. La section de la queue ou du pavillon de l'oreille d'un chien équivaut, et au delà, à une incision cutanée de 2 cm. 5 ou à l'attrition superficielle de muscles. Elle affecte immanquablement le métabolisme entier, et tous les éléments du corps s'en trouvent affectés. En l'absence de régénération, aucun changement morphologique n'apparaîtra chez l'individu mutilé ; mais il pourra se faire que la variation du métabolisme se traduise, chez les descendants, d'une manière ou d'une autre. Les chances pour que le descendant présente une variation semblable à la mutilation du parent sont extrêmement faibles.

Ce qu'il importe de constater, qui est, ici, essentiel, c'est que les caractères nouveaux, consécutifs au traumatisme, ne sont en aucune manière, « adaptatifs » ;

(1) A Giard, Sur les régénérations hypotypiques. *C. R. Soc. Biol.*, 1897. Cédant aux préoccupations régnant à son époque, Giard rapproche ces formes de régénération des formes ancestrales (hypotypiques). Cette interprétation ne peut nous retenir ici.

ils n'ont aucune relation, directe ou indirecte, avec la manière de vivre. Le nombre des articles du tarse des pattes d'un Insecte, le nombre des doigts des pattes d'un Batracien, la forme des écailles de la queue d'un Lézard ne modifient en rien l'allure des animaux et restent indifférents à leur manière de vivre.

Les recherches sur les conséquences morphogènes du métabolisme des végétaux en fonction du milieu n'éclairent pas seulement les conséquences des traumatismes chez les animaux ; elles donnent surtout un ferme appui à l'interprétation de la genèse des formes chez les animaux. Sans discussion possible, plantes et animaux sont, à cet égard, essentiellement comparables.

Ne suffit-il pas, d'ailleurs, d'analyser la suite des événements pour saisir exactement, en bien des cas, l'effet des échanges, leur rôle dans l'acquisition des formes et dans les réactions diverses ? A cet égard, l'étude des Mollusques met en évidence des faits significatifs.

La constitution de la plupart d'entre eux est telle que le calcaire, prélevé dans le milieu, s'élimine au niveau d'une partie de leur tégument, s'y accumule et forme un revêtement, la coquille. Il est inutile de dire que le prélèvement du calcaire et son élimination supposent l'existence préalable d'un mode de métabolisme qui le prélève et qui l'élimine. Mais il faut bien comprendre que le lieu de cette élimination et de l'accumulation ne correspondent à aucune forme définie, ni à aucun mode de vie déterminé. Rien ne ressemble moins à la coquille des Bivalves que celle des Gastéropodes ; et rien ne permet de dire que la structure compliquée de ces Gastéropodes. la torsion de leur corps et leur asymétrie soient, à un titre quelconque, liées à la production d'une coquille, Ne sait-on pas, d'ailleurs, que divers Gastéropodes ne conservent pas le calcaire ou n'en conservent qu'une minime quantité ? ils sont pratiquement nus ; tels les

Nudibranches, parmi les Gastéropodes marins et les Limaces parmi les terrestres. Or, par quelque côté que l'on examine les conditions d'existence, les modes de réaction, les régimes alimentaires, on ne décèle rien qui les distingue des Gastéropodes pourvus d'une coquille. Les Limaces, notamment, vivent côte à côte avec les Helix, sur les mêmes plantes ; comme eux, elles sont hygrophiles et s'accumulent à l'humidité sous les pierres ou dans les anfractuosités. Elles sont soumises aux mêmes causes de destruction. En définitive, et du point de vue morphologique, on concevrait pour eux comme pour elles une forme « adaptative » extrêmement voisine. Il n'en est rien. A les considérer dans le détail, tout permet donc de penser que la forme extérieure des Limaces et leurs réponses aux excitations du dehors sont indépendantes de leur manière de vivre. Tout réside, obligatoirement, non seulement dans la nature des échanges de ces Mollusques, mais aussi dans les réactions physico-chimiques que subissent les matériaux ingérés : là intervient, de façon décisive, l'état constitutionnel. Et quant à celui-ci, il tient aux circonstances diverses qui ont orienté et qui orientent le métabolisme de ces Invertébrés.

A cet égard, une expérience de E. Bachrach et M. Lefèvre (1), sur les Diatomées, donne quelques indications. Normalement, ces Algues microscopiques et unicellulaires conservent autour d'elles la silice qu'elles éliminent, sous la forme d'une carapace finement ouvragée de façons diverses (Fig. 14), caractéristiques des espèces. Cultivées sur milieux artificiels, les Diatomées, marines ou d'eau douce, se comportent différemment. Les unes restent inchangées, les autres meurent, d'autres perdent au bout d'un temps la propriété de sécréter la

(1) E. Bachrach, Quelques observations sur la biologie des Diatomées. *C. R. Soc. Biol.*, 1927 ; E. Bachrach et M. Lefèvre, Disposition de la carapace siliceuse chez les Diatomées. *C. R. Soc. Biol.*, 1928.

carapace. Ce n'est point par défaut de silice dans le milieu, car les Diatomées quelles qu'elles soient ne prospèrent qu'en présence de silice : une très faible quantité

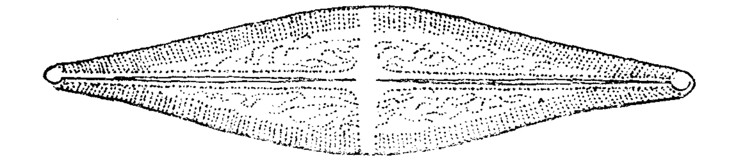


Fig. 14. — Type de Diatomée.

suffit, mais elle est nécessaire. La perte de la carapace est plus ou moins rapide suivant les espèces : de sept jours à plusieurs semaines. Une fois dénudée, la Diatomée demeure enveloppée par une sorte de membrane, de composition complexe et de consistance gélatineuse,

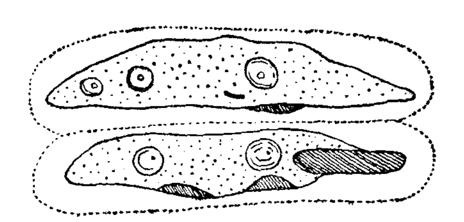


Fig. 15. — Diatomée nue, jeune (d'après E. Bachrach).

qui existe normalement autour de la carapace (Fig. 15) ; celle-ci seule disparaît.

La Diatomée nue n'est pas un organisme diminué. Bachrach note, avec insistance, qu'il ne s'agit ni d'une déficience alimentaire, ni d'une déchéance quelconque. La Diatomée nue est une Algue vigoureuse aux mouvements assez amples, qui se multiplie activement et indéfiniment. La forme extérieure, dans son ensemble, paraît

peu modifiée chez la Diatomée jeune ; mais elle change à mesure que *l'individu vieillit.* A aucun moment, rien ne rappelle la carapace. Les contours demeurent nets ; mais, progressivement, l'Algue se boursoufle et prend un aspect muriforme (Fig. 16), la membrane hyaline persistant toujours et séparant le corps du milieu extérieur. La taille reste sensiblement la même.

Ensemencée sur divers milieux solides ou liquides, la Diatomée ne récupère pas sa carapace ; elle ne la récu-

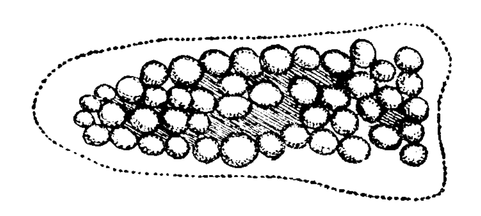


Fig. 16. — Diatomée nue, âgée (d'après E. Bachrach).

père pas non plus quand on la place dans de l'eau de mer additionnée d'extrait d'Algues. Il s'agit donc bien d'une variation héréditaire, d'une mutation caractérisée.

Quel est son déterminisme ? A cette question, E. Bachrach ne trouve aucune réponse. La mutation s'effectue en présence de silice ; ce sont donc d'autres substances qui manquent, sans que l'on puisse encore en préciser la nature, en dépit d'essais variés. Une seule chose est sûre : *l'influence directe et décisive d'une modification du* métabolisme, étroitement liée aux échanges avec le milieu.

De ces faits plusieurs conséquences découlent, qui méritent d'être mises en évidence.

L'importance de la carapace dans la vie des Diatomées apparaît comme fort accessoire. Sa disparition ne modifie ni les possibilités ni le mode de déplacement ; la vitalité dans son ensemble demeure intacte. La manière

de vivre reste essentiellement la même, alors que les conditions physiques et mécaniques du milieu ne paraissent pas modifiées. On ne saurait donc parler d'une adaptation morphologique. Ce qui a tout d'abord varié, ce sont les conditions des échanges, et, avec elles, l'état constitutionnel, par conséquent, le métabolisme. La silice demeure un élément essentiel de ce métabolisme et, en l'absence de silice, les échanges ne tardent pas à cesser. Sans doute n'en faut-il pas une grande quantité ; peut-être intervient-elle à doses infinitésimales, comme interviennent le zinc dans le développement de certaines Moisissures, et diverses autres substances dans le développement des végétaux. Mais si faible que soit la dose, elle n'en est pas moins indispensable.

Dans les conditions habituelles, tout se passe comme si les Diatomées trouvaient dans le milieu beaucoup plus de silice qu'elles n'en peuvent utiliser. Mais leur capacité d'absorption dépasse sensiblement les besoins du métabolisme. Dès lors, l'excès est rejeté, sécrété, peut être transformé, et retourne à la surface du corps sous forme de carapace.

La variation du métabolisme aurait donc pour effet de limiter la pénétration de la silice à l'intérieur de la Diatomée ou son mode d'excrétion. Cette variation, du reste, ne porte pas sur la silice seule ; elle porte aussi sur la synthèse d'une partie de la chlorophylle, sensiblement diminuée, en ce qui concerne la chlorophylle γ. Il s'agit bien d'un état constitutionnel nouveau. L'absence de carapace en est la conséquence la plus immédiatement perceptible. En réalité, cette absence, cette incapacité de l'édifier, découle de processus profonds qui intéressent la nutrition générale tout entière.

N'aperçoit-on pas le parallélisme de cette mutation, qui se produit sous nos yeux, avec celle qui, suivant toutes probabilités, a donné naissance aux Gastéropodes nus ? Pour eux, le calcium est en cause ; il joue, sans doute, dans leur métabolisme, un rôle analogue à celui

de la silice chez les Diatomées. Chez la plupart d'entre eux, le calcium en excès est éliminé et s'incruste dans le tégument externe formant la coquille ; chez quelques-uns, à la suite d'influences que nous ne soupçonnons pas, il est rejeté hors de l'organisme, pour la plus grande partie. Parfois une très faible quantité demeure dans le tégument, soit à l'état de poussière, soit à l'état de coquille à la fois très mince et minuscule : ce sont les Gastéropodes nus, marins ou terrestres.

Dans tous les cas, la variation du métabolisme est la première en date ; nous la voyons naître chez les Diatomées ; nous ne saurions douter qu'elle ne s'établisse par un mécanisme analogue chez les Gastéropodes. Pour les uns comme pour les autres, l'équilibre des échanges s'est modifié à un moment donné ; et le nouvel équilibre se manifeste des deux côtés par une modification du mode de *sécrétion de la substance minérale* — ou la suppression de cette sécrétion. En tout état de cause, l'aspect morphologique dérive des échanges, ce sont eux qui s'ajustent en quelque mesure aux conditions du milieu ; la forme nouvelle n'est que l'expression de cet ajustement ; par rapport à lui, elle est tout à fait quelconque. Nus ou enfermés dans une coquille, les Gastéropodes vivent côte à côte, soumis aux mêmes influences mécaniques, ayant à leur disposition les mêmes matériaux : la forme extérieure n'est en aucune manière adaptative.

L'analyse des conditions de vie des Arthropodes cavernicoles met en relief, de façon particulièrement concrète, ces faits et ces considérations. Les réactions de ces Arthropodes aux excitations du dehors les entraînent vers des milieux humides. Le mode de dessèchement du sol les conduit ultérieurement dans les excavations souterraines, où ils sont enfermés, comme pris au piège. Ils vivaient, auparavant, sous les pierres, sous les amas de feuilles, n'en sortant guère que la nuit, quand l'atmosphère est suffisamment humide et que la température

n'active pas, chez eux, la déperdition d'eau. Sous les pierres ou sous les feuilles, l'état hygrométrique varie dans une certaine mesure suivant le degré d'humidité de l'air et le niveau de la température extérieure ; sans doute, l'air s'y renouvelle peu, mais il s'y renouvelle tout de même ; la température n'y est pas constante et la lumière n'y fait pas entièrement défaut. Dans les grottes, tout change : le renouvellement de l'air, sans être nul, est infiniment réduit, le degré d'humidité ne change pas ou change à peine, la température varie peu et la lumière ne pénètre pas : les conditions du milieu sont caractérisées par leur constance. Du coup, la nutrition se trouve transformée. Elle ne peut pas ne pas l'être.

Certes, aucune analyse n'a été faite qui vienne à l'appui de cette affirmation. Mais ce serait ignorer les notions les plus élémentaires de la physiologie que de la mettre en doute. Chacun sait l'influence qu'exerce sur le métabolisme de tout être vivant un changement de climat ; la vie en grande altitude et la vie au bord de la mer exercent des actions très différentes ; la vie en air confiné s'oppose nettement à la vie à l'air libre. Toute discussion à cet égard serait oiseuse. L'action du changement de milieu sur le métabolisme ne se traduit évidemment pas de façon marquée sur les individus adultes. Leur forme est définitive. Mais la qualité comme la quantité de leurs échanges subit des modifications, souvent importantes.

A cet égard, les Arthropodes qui tombent dans une caverne ne font pas exception à la règle. Leur métabolisme n'est plus, sous terre, ce qu'il était en surface ; la modification qu'il subit intéresse directement tous les tissus, et spécialement les éléments sexuels. Dès lors, les œufs que produisent ces Arthropodes ne se forment pas comme ils se formeraient hors des cavernes ; une fois émis, ils se développent dans des conditions d'échanges nouvelles : toutes les chances sont donc pour que, d'une manière ou d'une autre, les larves, puis les adultes,

conçus et nés dans ces conditions, diffèrent de leurs progéniteurs conçus et nés à la surface du sol.

En fait, la plupart des Arthropodes qui vivent et se multiplient dans les cavernes depuis de nombreuses générations présentent un faciès particulier. Aveugles ou non, ils sont, en général dépigmentés, leurs appendices sont grêles et allongés, leur chitine est molle et peu consistante. De plus, leur activité sexuelle a perdu la périodicité, habituelle chez les animaux de surface ; elle est continue.

Ces particularités caractéristiques ne facilitent, évidemment, ni ne gênent l'existence dans les souterrains. A cet égard, l'évidence s'impose pour l'absence de périodicité de l'activité sexuelle ; elle s'impose pour la pigmentation : pigmenté ou non, l'animal vit de la même manière et son comportement ne change pas. De même en est-il pour la consistance de la chitine, qui indiquerait une insuffisance de l'oxygénation et, sans doute, de certains éléments d'échanges.

L'allongement et la gracilité des appendices passent, parfois, pour une disposition morphologique marquant une « compensation à l'impossibilité de voir », une adaptation morphologique véritable, à la manière d'un bâton d'aveugle. L'interprétation est insoutenable, pour ne pas dire plus. Les Araignées qui vivent à l'air libre sont beaucoup plus sensibles aux vibrations mécaniques qu'aux excitations lumineuses ; et leur vision, fort médiocre, ne prend guère part à la capture des proies : même aveuglées par une couche de vernis, elles ne modifient pas leur comportement. Enfermées dans une caverne obscure, elles ne perdent donc pratiquement rien et l'allongement de leurs pattes ne « compense » rien.

La question se présente de la même manière pour les Insectes. Parmi ceux qui vivent dans les cavernes, beaucoup appartiennent à des groupes pour lesquels la vision est plutôt accessoire ; ils sont surtout sensibles aux excitations tactiles et olfactives. Au surplus, ces Insectes se

déplacent avec rapidité ; ils ne tâtonnent pas et la longueur de leurs antennes, moins encore celle de leurs pattes, n'intervient pas dans leur marche.

En réalité, comme je l'ai fait remarquer ailleurs (1), ces Arthropodes donnent l'impression d'animaux étiolés : L. Fage, dans son étude sur les Araignées cavernicoles (2) considère cette opinion comme correspondant aux faits. Force nous est bien d'envisager, non point une adaptation morphologique, mais un effet du métabolisme, effet entièrement quelconque en regard de l'habitat et de la manière de vivre. L'évidence s'impose. Sans doute existe-t-il d'autres dispositions morphologiques, sur lesquelles les systématiciens fondent les espèces. Mais l'indépendance de ces dispositions vis-à-vis du mode d'activité est complète, — ce qui explique pourquoi les systématiciens n'insistent pas à leur sujet. Ce sont elles, pourtant, qui traduisent le mieux le développement dans les conditions spéciales du milieu cavernicole, sans améliorer les moyens d'existence.

Que tous les Arthropodes ne réagissent pas de la même manière, cela ne fait point doute ; mais que la plupart réagissent par cet étiolement apparent, cela est non moins certain : cet étiolement découle, sans conteste, d'un métabolisme suffisant, mais précaire.

C'est ce rôle fondamental des processus métaboliques dans l'acquisition des formes que montre, de la façon la plus claire, le développement des larves de *Polystomum integerrimum*, parasites des Grenouilles (3). Le cycle normal de ce Trématode comprend deux phases, séparées par une migration : la larve frais éclose nage libre-

(1) Etienne Rabaud, *L'adaptation et l'évolution.* Paris, Chiron, 1922.

(2) L. Fage, Biospeologica : Araneae. *Arch. de Zool. exp. et gén.*, t. 71, 1931.

(3) Louis Gallien, Recherches expérimentales sur le dimorphisme évolutif et la biologie de *Polystomum integerrimum. Trav. de la Station zool. de Wimereux*, t. 12, 1935.

ment, jusqu'au moment où elle se fixe sur les branchies d'un têtard de Grenouille. Quand ces branchies se flétrissent et commencent à disparaître, la larve traverse le corps de son hôte et pénètre dans la vessie urinaire, où elle continue de se développer. Elle se développe lentement et parvient à l'état adulte au bout de 3 ans environ. Le *Polystome* est alors hermaphrodite. Cependant, la fécondation croisée est la règle : le même individu joue, suivant le cas, le rôle de mâle ou celui de femelle.

Mais certaines larves, récemment étudiées par Gallien, évoluent beaucoup plus rapidement et atteignent l'état de maturité sexuelle en quelques semaines. Ce ne sont pas des larves spéciales ; ce sont des larves quelconques conduites, par les circonstances, à vivre dans des conditions différentes. Celles-ci tiennent, essentiellement, à l'âge des têtards sur lesquels elles se fixent : fixées sur un têtard jeune, elles parcourent leur cycle directement et rapidement, sans émigrer dans la vessie.

Portant sur des larves de même origine, cette différence dans la vitesse du développement implique une différence dans les processus de la nutrition générale. L'irrigation sanguine des branchies des têtards jeunes est plus active que celle des branchies des têtards âgés ; de plus, le sang lui-même subit, avec l'âge, quelques modifications. En définitive, la quantité et la qualité des substances dont se nourrit le Trématode ne sont pas exactement les mêmes dans les deux cas. Quelle que soit, néanmoins, la vitesse du développement, les échanges s'effectuent de façon favorable ; le métabolisme est franchement anabolique, sans qu'il y ait lieu d'envisager les dispositions morphologiques respectives.

Or, justement, la structure anatomique des individus néoténiques diffère assez sensiblement de celle des individus normaux. Tandis que le canal déférent du testicule de ceux-ci s'ouvre au dehors, ce qui rend possible la fécondation croisée (Fig. 17), le canal déférent de ceux-là s'ouvre dans le vitelloducte, ce qui empêche tout

accouplement (Fig. 18). Dès lors la reproduction s'effectue par auto-fécondation exclusive. A cet égard, tous les individus néoténiques se ressemblent ; la coïncidence de la structure des organes génitaux et des conditions d'échanges est constante.

Réduite à elle-même, l'indication suggérerait, peut-

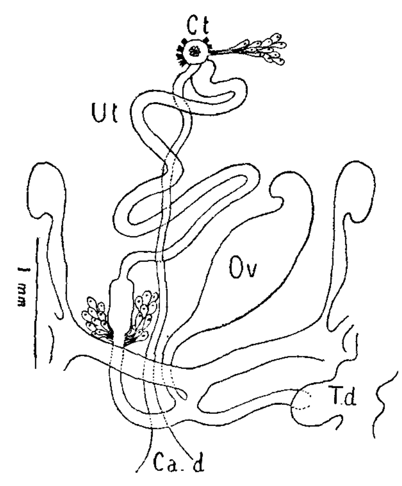


Fig. 17. — Appareil génital de *Polystomum integerrimum* normal.
Ca. d. canal déférent; *Ut.* utérus ; *Va.* vagin ; *T.d.* tube digestif ; *Ct.* organe copulateur (d'après Gallien).

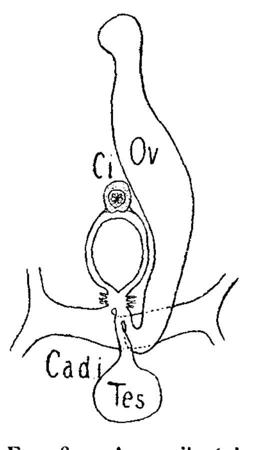


Fig. 18. — Appareil génital de *P. integerrimum* néoténique.
Tes. Testicule; *Ov.* ovaire; *Ca d i.* canal déférent; *Ci.* organe copulateur (d'après Gallien).

être, l'idée que l'auto-fécondation est liée à la manière de vivre. Or, de toute évidence, le point d'abouchement du canal déférent, obstacle à toute fécondation croisée, est une conséquence entièrement quelconque des processus qui accélèrent le développement : accomplir tout leur cycle sur les branchies ne nécessite, nullement, pour les Polystomes, l'auto-fécondation. Les chances de rencontre de deux individus sont loin d'être nulles ; le

seraient-elles que la structure normale n'empêche pas l'autofécondation : les Polystomes « normaux » appliquent leur pénis à l'orifice de l'un ou l'autre vagin et déversent leurs spermatozoïdes sur leurs propres ovules, ainsi que l'a constaté Gallien.

Quant aux autres différences morphologiques, qui séparent les individus néoténiques des normaux, elles n'ont guère d'importance. Du point de vue qui nous occupe, toutes sont vraiment quelconques. Leur ensemble montre qu'elles dépendent du métabolisme des larves, et ne dépendent que de lui, sans relation directe avec toute autre condition d'existence.

3. *Equilibre métabolique et suppression du pire.*

Au demeurant, les faits concordent. Qu'il s'agisse de plantes ou d'animaux, tous conduisent à une conclusion d'ordre général, qui n'est autre que la solution même du problème de l'adaptation.

L'impuissance des solutions morphologiques constatée, les processus de nutrition passent au premier plan, en fonction du milieu. Avant tout, l'être vivant entretient avec le milieu des relations aussi étroites que nécessaires ; elles sont, pour lui, la condition première d'existence. Il ne vit et ne se développe qu'en recevant du milieu les matériaux indispensables et en rendant au milieu les résidus de ses interactions. Ce mouvement d'échanges — le jeu des interactions — est régi par toutes les influences qu'exercent les composants du milieu. Du moment où les échanges s'établissent et continuent, suffisants en quantité et en qualité, l'être continue de vivre : à cet égard on peut dire qu'il est *adapté*. Chaque fois qu'il change de milieu ou que des influences nouvelles interviennent, l'équilibre des échanges, le métabolisme, subit aussitôt une modifica-

tion. L'individu lui-même ne change pas, ou change peu, quant à sa forme, s'il a terminé son développement ; mais sa nutrition change et avec elle son état physiologique ; tous ses tissus en éprouvent le contre-coup, sans excepter les éléments sexuels. Ses descendants pourront différer de lui ; mais la différence morphologique sera évidemment sans rapport avec la manière de vivre, les échanges mis à part. Ceux-ci décideront seuls si l'organisme continue de vivre ou disparaît.

Il n'est d'autre *adaptation* que cette possibilité de l'établissement d'un régime d'échanges suffisant, qui se confond avec la possibilité de vivre.

Mais entendons-nous bien. Ainsi comprise, *adaptation* ne signifie pas vie dans les conditions les meilleures ; elle ne signifie vraiment pas autre chose que la possibilité de vivre. L'équilibre s'établit entre le milieu et l'organisme dès que l'apport des matériaux venus du dehors compense la perte qui résulte des processus de désintégration. Mais la compensation peut être stricte, l'équilibre précaire et tel que l'apport n'excède pas la perte ; elle peut être large, l'équilibre moins instable, et tel que l'apport dépasse les pertes, à des degrés divers : précisément, les Arthropodes cavernicoles d'une part, les Diatomées et les Polystomes d'autre part, marquent deux termes extrêmes de cet *équilibre métabolique*.

Le métabolisme des cavernicoles est un métabolisme strict. Certes, leurs échanges s'effectuent de façon suffisante, puisqu'ils continuent de vivre, qu'ils conservent une certaine activité et se reproduisent. Mais leur aspect étiolé indique bien que le taux de leurs échanges oscille étroitement autour d'une petite ration d'entretien. Quelque chose leur manque, en quantité ou en qualité : à elle seule l'absence de lumière altère le métabolisme. On n'en doit pas moins considérer ces animaux comme « adaptés » aux conditions spéciales de leur existence : ils ne le sont ni bien ni mal ; l'équilibre entre l'apport et les pertes est réglé par les conditions du milieu ; ces

conditions étant données, l'équilibre ne peut être ni meilleur ni pire.

En revanche, le métabolisme des Polystomes néoténiques est un métabolisme large ; l'apport dépasse sensiblement les pertes. Tel est certainement aussi le cas des Diatomées nues. Actives et vigoureuses, elles se multiplient et prospèrent. Toutefois, si haut que soit le taux de leurs échanges en qualité et en quantité, ce taux ne peut être ni meilleur ni pire, les conditions étant données.

Bas ou élevé, ce taux correspond donc à l'équilibre que dominent les influences du dehors. Etroitement lié à ces influences, il suit leurs oscillations ; à chacune d'elles correspond un équilibre et un seul. Mais à tout moment, l'amplitude des oscillations peut être telle que l'équilibre soit rompu ; à ce moment apparaît l'importance du taux des échanges. Ce qui distingue, par exemple, les cavernicoles des Polystomes néoténiques ou des Diatomées touche, justement, aux possibilités de rétablissement de l'équilibre des échanges. D'évidence, Diatomées et Polystomes demeurent capables de supporter des variations de l'équilibre, en deçà et au delà, qui ne soient pas trop brusques ou trop amples ; ils ont, pourrait-on dire, une marge assez large, qui laisse à l'équilibre rompu le temps d'osciller, puis de s'établir en fonction des influences nouvelles.

Bien au contraire, les cavernicoles ne résisteront qu'à un changement qui augmenterait l'apport plus qu'il n'augmenterait les pertes. L'irruption de la lumière, par exemple, les autres conditions demeurant constantes, agirait dans ce sens. Mais tout changement thermique ou hygrométrique si faible soit-il, risquerait de rompre définitivement l'équilibre métabolique, entraînant la mort. Pour les cavernicoles, l'équilibre ne peut varier que dans un sens. Placés dans des conditions précaires, un rien suffit pour rendre tout échange, toute vie, impossible. Ces organismes sont *aux confins du pire.*

En tout ceci, quelle place la forme extérieure et les

dispositions anatomiques occupent-elles ? Conséquences incontestables du métabolisme — les faits expérimentaux le prouvent surabondamment — elles sont postérieures à l'adaptation telle qu'elle est ici comprise ; elles ne sont pas, et ne peuvent être cette adaptation. Produits de l'interaction du complexe organisme × milieu, forme et disposition sont indépendantes de la manière de vivre. La forme des feuilles, la structure des tiges, leur mode de végétation rampant ou dressé, la sécrétion d'une coquille ou son absence, les dimensions et la forme des appendices, les rapports anatomiques ou fonctionnels des organes manifestent la nature et l'activité des échanges ; mais aucune de ces particularités n'est un ajustement à l'habitat ou au comportement. L'équilibre métabolique seul est en cause.

Les organismes ne se comportent pas tous de la même manière quand survient une rupture de l'équilibre d'échanges. Certains persistent dans des conditions d'échanges variés. Suivant le cas, le nouvel équilibre correspond à des échanges faciles et larges à des degrés divers, ou suffisant tout juste à donner une vie précaire, aux confins du pire. Nombre d'autres disparaissent avant que s'établisse un nouvel équilibre. Ainsi se produit une élimination, mais essentiellement différente de la sélection darwinienne. Celle-ci implique, en effet, un choix véritable, presque judicieux, du mieux doué pour la lutte ; or il ne s'agit que de l'élimination automatique du rebut, par simple incapacité de vivre, c'est-à-dire de procéder aux échanges nutritifs indispensables. Rien ne permet d'apprécier les aptitudes et les dons avantageux ; nos jugements, à cet égard, ne sont que subjectifs. Au contraire, nous demeurons au contact immédiat des faits, des faits les plus évidents, en constatant qu'un organisme survit tant que, même précaires, ses échanges suffisent ; qu'un organisme disparaît dès que le taux de ses échanges passe au-dessous d'un minimum.

Dès lors, les dispositions morphologiques n'ont guère d'importance. Qu'elles fassent parfois obstacle aux échanges, qu'elles gênent le fonctionnement d'un organe, on doit l'admettre. Quand il s'agit, par exemple, des échanges gazeux, qui impliquent une surface perméable, il se peut que cette surface, réduite à une très faible étendue, ne laisse point passer en quantité suffisante oxygène et acide carbonique. La réduction tient à l'épaisseur du tégument ; celle-ci, à son tour, est l'expression du métabolisme de l'animal au cours de son développement. D'autres dispositions se produisent, touchant d'autres organes, qui sont incompatibles avec l'existence.

En toutes circonstances, le rôle essentiel appartient aux échanges qui dominent l'état constitutionnel des organismes et, par lui, leur conformation. Celle-ci comme celui-là peuvent être tels que la vie soit impossible : par là s'opère *la suppression du pire.* Tout le reste persiste ; et bien des êtres persistent dans des conditions précaires, se trouvant *aux confins du pire.*

Ainsi, l'examen impartial et rigoureux des faits, tenant compte de toutes les données du problème, nous conduit à concevoir l'adaptation, non plus comme un ajustement des formes aux conditions de l'existence, mais comme un processus d'ordre strictement métabolique, se réduisant à la possibilité de vivre.

Cette solution, il faut bien le dire, a surpris bien des naturalistes, qui éprouvent grand'peine à se détacher du credo morphologique. Dès le moment où je l'ai proposée (1), certains lui ont accordé une attention dédaigneuse, qui traduisait leur incapacité à sortir d'un conformisme étroit. D'autres ont tenté de la combattre à l'aide d'arguments singuliers. Au dire de Cuénot, notamment, l' « adaptation métabolique » serait une vue

(1) *L'Adaptation et l'Evolution*, 1922.

paradoxale reposant, au point de départ, sur une hypothèse. L'hypothèse se heurterait au fait de l'adaptation statistique (1).

Formuler des objections est une opération souvent féconde. Encore faut-il qu'elle soit clairement exprimée, qu'elle élargisse le point de vue ou qu'elle envisage un point de vue négligé. Traiter de paradoxal un exposé de faits et les conclusions qui en découlent ; affirmer, sans autre précision, que faits et conclusions partent d'une hypothèse ; leur opposer une interprétation controuvée : rien de tout cela n'est une objection ; c'est une négation pure et simple mal dissimulée. Et derrière la négation se profile l'idée préconçue, solidement maintenue par un postulat qui prend allure de dogme.

Où est le paradoxe ? Dans le fait de rendre à la morphologie la place qui lui revient ? de ne pas reconnaître, à cette morphologie, la précellence qu'elle n'a pas ? Est-il ailleurs ? Ou n'est-ce qu'un mot, un mot de plus, un argument verbal et sans portée ?

Où est l'hypothèse ? Dans l'existence d'un équilibre d'échanges entre l'organisme et le milieu ? Dans l'impossibilité, pour tout organisme, de vivre si cet équilibre ne s'installe pas et ne dure pas ? Dans la constatation que la nature des échanges et des interactions qui s'en suivent détermine la forme extérieure, celle des organes et leur mode de fonctionnement indépendamment du genre de vie ? L'hypothèse ne peut être là, puisqu'il s'agit de faits bien établis par l'observation et par l'expérience. Ne s'agirait-il encore que d'un mot donnant l'illusion d'un mystère ?

Quant à affirmer que ramener l'adaptation à un équilibre métabolique bute contre le « fait de l'adaptation statistique », c'est manifester une candeur vraiment divertissante. Loin d'être un fait, l'adaptation statistique,

(1) L. Cuénot, L'adaptation chez les animaux. *Bulletin de la Société des Sciences de Nancy*, décembre 1937.

nous l'avons vu, n'est qu'une interprétation fort arbitraire. Elle s'appuie sur quelques faits et néglige toute enquête qui donnerait à ces faits leur signification véritable.

En réalité, le prétendu paradoxe, l'hypothèse supposée ne sont que l'expression des faits et la mise en valeur des liens qui les unissent. Exprimer qu'un changement de milieu modifie le régime des échanges ; dire que l'adaptation n'est qu'une possibilité de vivre, facile ou précaire, liée à l'établissement et au maintien d'un équilibre ; que la conformation et le mode de fonctionnement en résultent : le dire et le redire, revient à exprimer l'évidence, en dehors de toute hypothèse et de tout postulat (1).

En revanche, les interprétations morphologiques partent constamment du postulat que l'adaptation n'est et ne peut être qu'un ajustement exact de la forme à la manière de vivre. En conséquence, et en dépit de tout, les observateurs cherchent les raisons des formes en fonction de cet hypothétique ajustement : la recherche tourne dans un cercle et ne saurait en sortir.

(1) Cuénot rapproche ce point de vue de celui que Y. Delage a développé en 1895 sous le nom de « Causes actuelles ». Les deux points de vue ont en commun un seul trait : tous deux constatent l'importance essentielle des relations de l'organisme avec son milieu. Or, la constatation appartient à Lamarck...

Quant à l'Adaptation, Delage distingue la Phylogénique et l'Ontogénique, toutes deux morphologiques. Dans la première, l'organe fait la fonction ; dans la seconde, la fonction fait l'organe. J'aime mieux dire tout de suite que je ne vois pas le sens de cette conception, ni son intérêt, ni comment elle s'apparente à celle que je développe ici.

CHAPITRE V

LES FAUSSES CONCORDANCES

Parvenus à cette conclusion, nous nous trouvons en présence d'un nombre considérable de faits habituellement donnés comme démontrant l'ajustement des formes à l'habitat et à la manière de vivre. Que vaut, à leur égard, l'interprétation courante ? comment a-t-elle pu s'établir ? Et comment ces faits s'accordent-ils avec l'idée et le fait que le métabolisme domine la genèse des manifestations vitales ? C'est ce que nous allons maintenant examiner.

1. — *L'analyse méthodique des faits : la palmure des pattes.*

Le cas le plus classique, le plus démonstratif en apparence, est celui de la palmure des pattes des Vertébrés aquatiques. Prenons-le donc ; et cherchons où aboutit, en ce qui le concerne, une analyse méthodique et complète.

L'interprétation morphologique repose tout entière sur le rapprochement de deux faits : l'existence d'une membrane interdigitale chez des animaux aquatiques. Cette membrane fonctionnerait comme rame, elle serait donc une adaptation à la nage. L'affirmation va se

répétant, sans autre informé ; elle devient un fait acquis. Nul ne songe guère à discuter un rapport définitivement établi. N'a-t-on pas vu, du reste, des Canards se balancer sur l'eau, se déplacer lentement et à longs intervalles, donnant quelques coups de pattes sans vigueur ? Cette observation hâtive et superficielle ne lèverait-elle pas tous les doutes, s'il en existait ? Et d'autant mieux qu'un dénombrement statistique l'appuierait.

Observation et statistique tiennent-elles compte de tout ? La statistique est faite au jugé, nous l'avons vu (1) ; elle est peu probante. Et tous les Vertébrés aquatiques auraient-ils les pieds palmés que l'on n'en pourrait conclure, avec certitude, dans le sens d'un ajustement de la forme à la manière de vivre. Quant à l'observation directe, elle est manifestement tronquée. Le postulat morphologique la domine, comme il domine la statistique. Le rôle de la palmure est déduit de sa *seule existence*, et non de l'étude de son fonctionnement.

Cette étude, pourtant, ne manque pas d'intérêt ; elle comporte plusieurs questions à élucider : les Vertébrés aquatiques vivent-ils constamment sur l'eau ? la nage est-elle leur seul, tout au moins leur principal moyen de déplacement ? Lorsqu'on interroge ainsi, tâchant d'examiner tous les côtés de la question, étudiant le jeu des pieds palmés et le comportement des animaux, procédant à des comparaisons, on aperçoit que les prémisses ne s'accordent pas avec la conclusion.

Procédons à cette enquête méthodique. Comment fonctionnent les pieds palmés du Canard ou de tout autre Oiseau palmipède quand il nage ? Quand il porte ses pattes en arrière, ouvre-t-il ses orteils, de façon que la surface de propulsion soit la plus large possible et produise l'effet maximum ? Nullement. L'Oiseau, tout au contraire, joint ses orteils, donnant ainsi à la patte le minimum de prise. En revanche, la palmure s'étend

(1) Voir p. 60.

quand les pattes reviennent d'arrière en avant, exerçant ainsi une action d'arrêt. La palmure fonctionne donc de telle manière qu'elle produit l'effet inverse de celui que les morphologistes lui attribuent.

Cette constatation, aussi troublante qu'inattendue, conduit à étendre l'enquête. Quel est, au juste, le comportement des Oiseaux aquatiques à pieds palmés ? Le Canard, Oiseau migrateur, fait de longs déplacements: voyage-t-il en suivant, à la nage, le cours des eaux ? En aucune façon. Quand il émigre, il prend son vol ; et c'est au vol qu'il parcourt de très grandes distances : le Canard est, avant tout, un excellent voilier ; il n'est pas un nageur véritable et ses déplacements sur l'eau n'exigent nullement une palmure. Il n'en fait d'ailleurs, nous venons de le constater, qu'un fort médiocre usage. Où donc se trouve, en ce qui le concerne, l'adaptation morphologique ?

Toutefois, ne nous déclarons pas satisfaits par l'étude approfondie d'un seul Oiseau aquatique. Suivons-en d'autres d'aussi près. A cet égard, les Goélands, si communs sur nos rivages, se prêtent à une observation suivie.

Dès le matin, ils volent au-dessus de la mer, tournoyant en tous sens, s'élevant à quelques mètres ou descendant jusqu'au ras de l'eau. Ils volent, ainsi, des heures durant. Par moments, ils piquent droit vers la surface de l'eau et arrivent jusqu'à son contact. Mais ils ne cessent pas de battre des ailes, ils ne se posent pas ; ils donnent un coup de bec vers la proie qu'ils ont aperçue et reprennent leur vol zigzaguant. Le mouvement dure quelques secondes à peine. Des heures durant, jusqu'à la tombée du jour, les Goélands vont et viennent. Sans doute, au cours de la journée, s'arrêtent-ils parfois. Ils se posent alors sur l'eau, se déplaçant peu et lentement ; mais cette manière de repos dure à peine l'espace de quelques minutes.

Constamment aussi, les Goélands en troupes nombreuses suivent les navires dès leur sortie du port. Ils volent à l'arrière, attirés par les déchets qui tombent du bateau. Ils suivent ainsi, sans arrêt, jusqu'au soir, et n'abandonnent que la nuit.

En tout cela, la palmure ne joue aucun rôle. Les Goélands ne nagent pas plus, moins peut-être, que les Canards ; eux aussi sont des voiliers, voire des voiliers exclusifs. Ce mode de vie, du reste, ne leur est pas spécial. C'est sans nul doute, celui de tous les Oiseaux de mer qui circulent sans cesse au-dessus des flots. Albatros, Pétrels, Sternes, Cormorans, etc. parcourent au vol, et rapidement, des distances souvent considérables ; tandis que, sur l'eau, ballotés par les vagues, fermant leurs orteils, ils n'avancent pas : pour eux, la palmure est sans objet ; elle ne dépend pas de leur manière de vivre.

Il y a plus encore. Les Oiseaux aquatiques n'ont pas tous le même comportement. Certains d'entre eux sont de médiocres voiliers, telle la Poule d'eau ; elle vole peu et lourdement ; mais elle plonge et nage avec la plus grande facilité ; *ses pattes n'ont aucune palmure.* Les Porphyrions, qui appartiennent à un groupe voisin, également dépourvus de palmure, se comportent de la même manière.

Le Cincle, ou Merle d'eau, n'est pas moins remarquable. Il n'a point les pieds palmés, ce qui ne l'empêche pas de nager à la manière d'un Canard ; il plonge en s'aidant de ses ailes, les pattes pendantes ; quand il atteint le fond, il marche sous l'eau. Hors de l'eau, il vole, d'un vol rapide et direct, en rasant la surface de l'eau. Ses ailes, courtes, l'obligent à des battements précipités. Il ne parcourt pas, au vol, de grandes distances ; néanmoins, il exécute dans l'air des mouvements variés. C'est, en définitive, un Oiseau sédentaire, voilier médiocre, que l'eau attire, mais qui ne possède aucune des

caractéristiques morphologiques habituellement attribuées aux Oiseaux aquatiques (1).

Le Martin-Pêcheur présente un mode différent, tout aussi caractéristique. L'orteil externe et le médian sont unis sur l'étendue des deux premières phalanges; l'interne et le médian, jusqu'à la deuxième phalange seulement. L'Oiseau vole peu. Il stationne perché sur les branches au-dessus de l'eau. Quand passe un Poisson, il s'élance, au besoin il plonge. Parfois il vole, en ligne droite près de la surface de l'eau, ou s'élève et plane, puis plonge brusquement. Mais la capture faite, il se perche à nouveau ; il ne stationne pas sur l'eau et ne nage pas, en dépit de sa palmure.

Exceptions ! s'empresse-t-on de répondre. L'objection est formulée sur le ton péremptoire et condescendant du censeur qui écarte, en passant, une erreur sans importance : une pauvre exception n'infirme point, explique-t-on, des faits statistiques en nombre massif ; exception négligeable, à moins qu'elle ne « confirme » la règle.

En réalité, il ne s'agit pas d'exceptions : il s'agit d'une statistique mal faite. La règle la plus élémentaire de la méthode statistique consiste à dénombrer des objets de même nature. Or, parmi les Oiseaux aquatiques, la statistique devait soigneusement distinguer les Oiseaux volant et ne nageant pas des Oiseaux qui nagent plus qu'ils ne volent. Ceux-ci paraissent moins nombreux que ceux-là ; mais leur manière de vivre et leur comportement les place dans deux catégories distinctes ; et c'est en fonction du comportement et de la manière de vivre que doit être faite la statistique de la palmure des pattes. Il reste acquis que les Oiseaux munis de palmure nagent peu et, quand ils nagent, n'utilisent pas leur palmure, tandis que les Oiseaux aquatiques sans palmure sont, avant tout, nageurs et plongeurs. Et ce

(1) Communication orale de M. H. Heim de Balsac.

sont précisément ceux-là pour qui la manière de vivre, l'hypothèse de l'adaptation morphologique étant admise, devrait entraîner la production d'une membrane interdigitale. La Poule d'eau, les Porphyrions et le Cincle ne sont d'ailleurs pas les seuls Oiseaux aquatiques sans palmure et plongeurs.

D'autres Oiseaux aquatiques à pieds palmés forment un troisième groupe, susceptible d'une statistique séparée : ce groupe comprend divers Echassiers qui vivent non dans l'eau, mais au bord de l'eau ou sur des sols humides : la Cigogne, le Flamant, l'Ibis, etc. Selon la thèse morphologique, la palmure aurait ici une autre signification : correspondant à la marche sur des sols peu consistants, elle empêcherait l'Oiseau de s'enfoncer.

Ce mode d'existence, plutôt théorique, est imaginé pour les besoins de la cause. Les Echassiers à pieds palmés ne vivent pas habituellement dans des champs de boue. Nombre d'entre eux fréquentent des rivages, dont le sol est humide, mais souvent résistant. D'autres fréquentent des prairies, humides mais non marécageuses.

Les conditions du milieu ne sont donc pas comparables dans tous les cas, de sorte que la même disposition, la palmure, correspondrait à des habitats n'ayant en commun que l'humidité. D'ailleurs, les Echassiers qui marchent dans l'eau ou au bord de l'eau n'ont pas tous les pieds palmés. Les Hérons ont les orteils libres ; pourtant, ils ne s'enfoncent ni plus ni moins que les autres dans le sable ou la vase. Ils font le pendant aux Echassiers qui fréquentent peu le bord des eaux, telle la Cigogne. Ni les uns ni les autres ne mettent en évidence la valeur adaptative de la palmure ; ils font ressortir une fausse concordance.

Cette conclusion s'affirme quand on regarde hors du monde des Oiseaux. Les Batraciens offrent des faits fort expressifs.

Parmi les Tritons, les uns sont palmés, les autres ont doigts et orteils libres. La plupart, pourtant, mènent sensiblement le même genre de vie. Certains même, notamment le Triton palmé, n'acquièrent la palmure qu'au moment où, aux approches du printemps, ils prennent leur parure de noces et regagnent l'eau. En revanche, un autre Triton, *Spelerpes fuscus*, bien que palmé, ne va jamais à l'eau et vit simplement sur des sols humides. La *majorité* des Tritons possède doigts et orteils libres.

Ne nous arrêtons pas à cet argument statistique dont nous venons de mesurer la valeur. L'étude du comportement dans l'eau donne des indications bien autrement significatives. Or, *palmées ou non*, les pattes des Tritons *ne font jamais office d'appendices propulseurs*. Dès qu'un Triton nage, il cale ses pattes le long du corps et se déplace rapidement au moyen d'ondulations de la colonne vertébrale (1) ; le parallélisme avec l'Oiseau palmipède, qui ferme son pied quand il nage, est vraiment remarquable.

Le parallélisme continue avec les Batraciens anoures. Tous ont des orteils palmés à des degrés divers ; mais tous ne mènent pas le même genre de vie ; pour quelques-uns, le rapport de la palmure et du mode d'existence n'apparaît vraiment pas : les Rainettes arboricoles et les Alytes qui entrent à peine dans l'eau, les Pelobates qui, pratiquement, ne nagent pas. Ceux qui nagent, d'ailleurs, notamment les Grenouilles, obéissent au même réflexe que les Oiseaux : quand ils projettent en arrière leurs pattes postérieures, ils joignent les orteils, supprimant l'effet possible de la palmure, tandis qu'ils appliquent leurs membres antérieurs sur le thorax. Les Crapauds, à palmure peu marquée, nagent de la même manière et progressent dans l'eau aussi bien que les Grenouilles.

(1) Sur la signification de ce mode de progression, voir p. 119.

Les Mammifères aquatiques fournissent des faits concordants. Le Vison, Loutre à pieds palmés, nage sans le secours des pattes, par ondulations de la colonne vertébrale ; ainsi fait l'Ours blanc, à pattes non palmées. Au contraire, de nombreux Rongeurs aquatiques nagent à merveille en frappant l'eau avec leurs pattes courtes, grêles et non palmées, à la manière d'un Chien. Le cas de ce dernier est caractéristique. Sans doute ne progresse t-il pas, dans l'eau, avec la vitesse que permettent les ondulations de la colonne vertébrale ; mais il avance tout de même assez rapidement. La conformation des pattes ne le prédispose nullement à ce genre de locomotion ; elle n'y prédispose pas davantage les Rongeurs aquatiques.

L'opposition est ici flagrante : quand la palmure existe les pattes ne participent pas à la nage ; elles y participent alors que la palmure fait défaut : comment soutenir avec quelque vraisemblance que la palmure correspond à la locomotion dans l'eau ? Aquatique d'habitude ou d'occasion, l'animal se meut dans l'eau en fonction de ses réflexes : il ondule ou joue des pattes, quelle que soit la forme du corps et celle de ses appendices.

L'enquête ainsi méthodiquement menée ne laisse dans l'ombre rien de ce qui touche à la question. Partant de la morphologie dans ses rapports avec la manière de vivre, elle envisage le comportement des animaux et le mode de fonctionnement de leurs appendices. Elle procède à des comparaisons multiples et dans tous les sens ; elle ne néglige pas la statistique. Tenant ainsi compte de tous les éléments qui interviennent, l'enquête aboutit à une conclusion solidement assise : le rapport établi entre l'existence d'une palmure digitale et la vie aquatique ne correspond à aucun fait réel ; les animaux nagent sans palmure, ou en suppriment les effets possibles en joignant les orteils ; la palmure existe souvent chez des animaux qui ne nagent pas ou nagent peu.

En conséquence, et si paradoxal que cela paraisse *a priori*, la palmure des pattes est une disposition quelconque en regard de la manière de vivre, disposition constamment inutile : à cet égard, je ne connais aucune exception. Si, mêlant dans un même ensemble tous les Vertébrés aquatiques, la statistique montrait que ceux d'entre eux qui ont les pieds palmés forment la majorité, elle devrait indiquer également que pas un d'eux n'en fait un emploi utile, démontrant ainsi le contraire de ce que les morphologistes voudraient lui faire dire. La palmure n'est donc pas une adaptation de la forme des pattes à la vie dans l'eau ou au bord de l'eau.

Pourtant, les données morphologiques d'une statistique globale ne sont pas sans intérêt. Elles montrent, en somme, une coïncidence fréquente entre l'existence d'une membrane interdigitale et l'habitat en régions humides. Que l'Oiseau des rivages vole ou se pose, que le Batracien vive dans l'eau ou hors de l'eau, ces animaux demeurent constamment dans une atmosphère humide, voire très humide. Cette humidité ne manque pas de donner leur allure propre aux conditions des échanges. Que ces conditions se traduisent par telle ou telle disposition, rien n'est plus normal : mais, véritable paradoxe morphologique, alors que l'une des dispositions, la plus fréquente peut-être, semblerait en relation directe avec le comportement, elle en est véritablement indépendante : la relation, la concordance avec ce comportement n'est qu'une illusion.

C'est sur cette illusion que les naturalistes bâtissent un roman. Sans procéder à la moindre analyse, ils imaginent l'activité fonctionnelle de l'organe d'après sa forme ; puis, à cette forme ils attribuent une origine adaptative. En réalité, dès que nous entrons dans le détail des faits, l'illusion se dissipe ; nous nous trouvons en présence d'une relation entre l'animal et son milieu où la forme n'a que faire.

Une autre indication ressort, non moins importante, que nous retrouverons, constamment, devant nous. L'état constitutionnel qui correspond à chaque équilibre d'échanges ne se traduit pas seulement par la forme des parties ; il se traduit aussi par les réactions diverses de l'organisme aux stimulants du dehors. Quand il s'agit d'animaux, les stimulants portent directement sur le système nerveux. De ses réponses — de ses réflexes — dépend le jeu des organes. Or, les faits prouvent que les réflexes déterminent des mouvements sans relation directe avec la forme des parties. Dans l'eau, les pattes des Oiseaux, celles des Grenouilles et des Crapauds se ferment, celles des Tritons et de divers Mammifères se collent au corps : le système nerveux stimulé donne à l'organe un mode de fonctionnement en désaccord avec celui que la forme indiquerait *si elle était adaptée* à la manière de vivre ; tout donne plutôt l'impression d'un antagonisme. Forme et fonctionnement dépendent directement, chacun pour ce qui le concerne, de l'état constitutionnel. Nous en retrouverons à tout instant des exemples fort expressifs.

Au demeurant, l'ensemble des faits relatifs à la palmure des pattes met en pleine valeur le caractère superficiel des interprétations morphologiques et la fragilité du postulat qui les soutient. Continuant l'analyse avec la même rigueur, examinons maintenant un certain nombre d'autres cas.

2. — *Les « adaptations » à la locomotion.*

L'étude des pattes locomotrices de certains Crabes montrera, sous un autre aspect, l'indépendance de la conformation et du fonctionnement ; en outre, elle montrera comment, en dehors de toute adaptation morpho-

logique, le mode de vie et le fonctionnement changent, alors que la forme demeure comparable.

Un ensemble de Crabes, groupés dans la famille des Portunidés, présenterait une adaptation à la nage, caractérisée *par la forme des appendices locomoteurs*, notamment par ceux de la 5e paire (1) (comptées d'avant en arrière). Des sept articles dont se composent normalement ces appendices, le 4e et le 5e (méropodite et carpopodite) ont une taille et une longueur réduite comparativement à celles des articles correspondants d'autres Crabes ; les deux articles terminaux (propodite et dactylopodite) sont sensiblement élargis et aplatis, le 7e surtout. En outre, leurs bords portent une frange de soies plus ou moins longues et plus ou moins serrées « qui contribuent largement à la puissance natatoire de cette rame ». Il convient de noter que l'aspect de ces appendices 2, 3 et 4 se rapproche, dans une mesure variable, de l'aspect du 5e. De fait, la comparaison de ces pattes avec une rame se défend assez bien et, le postulat de l'adaptation morphologique étant admis, l'interprétation découle de soi-même. L'interprétation mérite qu'on s'y arrête.

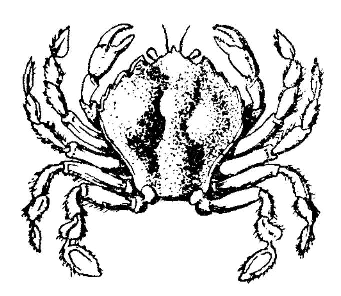


Fig. 19. — *Platyonichus latipes* (d'après E.-L. Bouvier).

La forme des appendices n'est pas exactement la même chez tous les Portunidés ; du point de vue morphologique, elle est plus ou moins « natatoire ». Et l'on peut ordonner les espèces à partir de celle qui serait le moins adaptée jusqu'à celle qui le serait le mieux. Le *Platyonychus latipes* ouvrirait la série (fig. 19) avec le

(1) E.-L. Bouvier, Décapodes marcheurs. *Faune de France*, t. 37, 1940, pp. 231 et sq.

Crabe enragé (*Carcinus maenas*). Puis viendraient les espèces du genre *Portunus*. Les huit espèces de la faune française se rangeraient en une série marquant « une

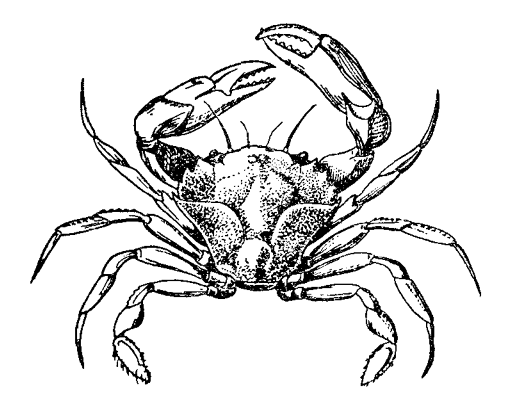


FIG. 20. — *Portunus arcuatus* (d'après E.-L. Bouvier).

adaptation progressive à la nage » en commençant par le *Portunus arcuatus* (Fig. 20) et le *P. puber* (Etrille) ;

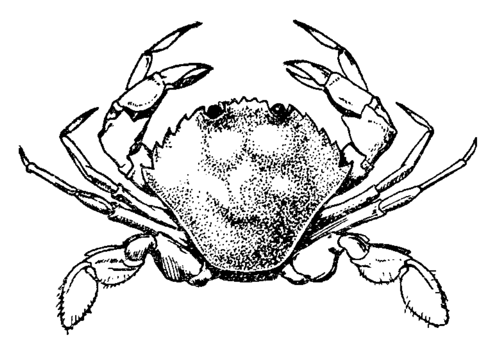


FIG. 21 — *Portunus holsatus* (d'après E.-L. Bouvier).

elle aboutit au *P. holsatus* (Fig. 21) puis au *Polybius henslowi*. « Dans les trois premières espèces l'adaptation

natatoire du merus et du carpe de p5 est encore au même stade primitif que chez les *Carcinus*, en ce sens que les dits articles sont peu modifiés et assez semblables à ceux des pattes précédentes ; dans les quatre dernières l'évolution natatoire, beaucoup plus accentuée, se manifeste par le raccourcissement considérable des deux articles et par la forme largement ovalaire du doigt ». La quatrième espèce (*P. pusillus*) est intermédiaire entre les deux groupes (1).

L'interprétation est ainsi fort claire. Il y manque un seul « détail », mais qui n'est pas négligeable, relatif au comportement de tous ces Crabes. Or, « malgré leur adaptation à la nage, qui est excellente, les *Portunus* ne sont jamais pélagiques » (2). Mieux encore : quand, d'aventure, ces Crabes se déplacent en nageant, leurs pattes ne pourraient fonctionner comme rames que s'ils avançaient tête en avant. Mais leur progression est toujours latérale ; leurs pattes se meuvent horizontalement et n'élèvent guère le corps au-dessus du fond. Remis à l'eau, après capture, ils se posent rapidement. Remarquons, au surplus, que la mise en série s'établirait aussi bien en sens inverse, vers une adaptation morphologique à la marche ; ou même en deux files divergentes, à partir de la forme intermédiaire, l'une vers la marche, l'autre vers la nage.

Suivant qu'on la prend par une extrémité ou par l'autre, la série se termine ou commence par le *Polybius henslowi*, très voisin de *Portunus holsatus* dont il se distingue surtout par l' « adaptation natatoire » plus grande (3). Morphologiquement, la différence, en effet, n'est pas importante ; fonctionnellement, elle est radicale, car le *P. henslowi* nage « très activement à la surface ou entre deux eaux ».

Rien ne met mieux en évidence le rôle négligeable que

(1) E.-L. Bouvier, *op. cit.*, p. 238.
(2) *Ibid.*, p. 237.
(3) *Ibid.*, p. 243.

joue le comportement dans l'interprétation des formes ; rien non plus ne montre mieux l'indépendance de ce comportement vis-à-vis de la forme. Le comportement tient, avant tout, à la façon dont l'animal réagit aux excitations du dehors ; et celles-ci frappent directement le système nerveux. Selon sa constitution, sans doute selon sa puissance musculaire, et pour des formes très comparables, souvent tout à fait voisines, le résultat change dans un sens ou dans un autre. L'erreur — l'illusion — consiste à décider de la valeur fonctionnelle d'une forme, sans tenter la moindre vérification.

Arrêtons-nous un instant, et comme directement liées à la même « adaptation », sur les « nageoires » des Poissons.

On admet généralement, tous les Traités le laissent entendre, comme un fait évident qui ne mérite pas mention, que les Poissons nagent au moyen de leurs nageoires. Or, pour peu que l'on observe des Poissons dans un aquarium, on est rapidement édifié sur le rôle exact de ces appendices. Voici le Poisson presque immobile dans une eau tranquille ; il n'avance ni ne recule. En tout cas, ses déplacements sont peu apparents. A ce moment, les nageoires battent, faiblement et par intervalles relativement longs. Les battements ont pour effet de maintenir le Poisson sur place et d'arrêter sa chute lente vers le fond. De « nage » il n'en est pas question. Présentons un appât quelconque, de façon à attirer le Poisson vers l'une des parois de l'aquarium en l'obligeant à parcourir un trajet de plusieurs centimètres : l'animal s'élance d'un trait. Au même instant, les nageoires s'appliquent contre le corps, à la manière des pattes des Tritons ; comme eux, le Poisson progresse par des ondulations de la colonne vertébrale : les nageoires ne prennent aucune part à la propulsion (1).

(1) Ce mode de fonctionnement n'est d'ailleurs pas une « adaptation » plus ou moins compensatrice. C'est une réaction du système

A titre de vérification, fixons les nageoires au moyen d'un anneau de caoutchouc, qui maintienne sans serrer : l'allure du Poisson ne change pas ; il se déplace aussi bien et aussi rapidement. Ce résultat devait, d'ailleurs, se prévoir : ne suffisait-il pas de comparer la faible surface des nageoires au volume du Poisson et à la vitesse de sa progression, pour se rendre compte de l'impuissance des appendices à donner une forte impulsion ? Même, les nageoires de bien des espèces sont réduites au point de passer inaperçues ; aucun doute n'est alors possible : les ondulations du corps sont seules locomotrices. Dès lors, comment supposer que la forme et l'activité fonctionnelle des « nageoires » soient ajustées au comportement et à la manière de vivre ? A cet égard, forme et activité fonctionnelle sont évidemment quelconques.

Outre les nageoires, divers Poissons téléostéens possèdent un organe qui a fort exercé la sagacité des naturalistes : la vessie gazeuse, souvent appelée *vessie natatoire* (Fig. 22). C'est un sac membraneux, parfois d'un seul tenant, parfois divisé en deux ou plus de deux loges

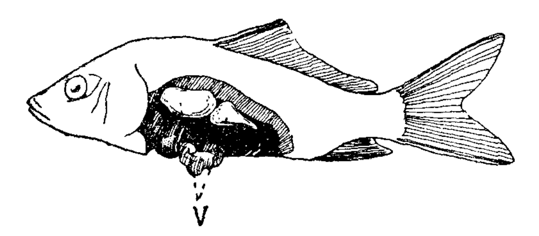


Fig. 22. — Carpe normale.
Une fente dans la paroi latérale met à nu la vessie gazeuse, V, avec ses deux lobes.

nerveux commune à bien des animaux, y compris des animaux terrestres tombant accidentellement à l'eau, comme divers Lézards (Voir à ce sujet mon livre : Les phénomènes de convergence en Biologie. Publication du *Bulletin biologique*. Paris, 1925, p. 103).

communiquant ou non entre elles. Il occupe un assez large espace, au-dessus du tube digestif, à la partie antérieure et dorsale de la cavité thoraco-abdominale, au contact immédiat du rein. La vessie prend naissance, chez l'embryon, par un diverticule de l'œsophage. Suivant les espèces, ce diverticule persiste chez l'adulte, devient un canal fort allongé (canal pneumatique), et la vessie demeure en relation avec le tube digestif (Poissons physostomes) ; ou bien le diverticule disparaît et la vessie est alors un sac entièrement clos (Poissons physoclistes). De toutes façons elle est en relation dans certains cas avec l'organe de l'ouïe, par l'intermédiaire d'une chaîne d'osselets (chaîne de Weber) qui se fixe à son extrémité antérieure, voisine de la base du crâne. Constamment, la vessie est remplie de gaz sous pression, mélange d'azote, d'oxygène et d'acide carbonique en proportions variables et qui ne s'accordent généralement pas avec celles de l'air.

Diverses hypothèses ont été proposées quant au rôle de cette vessie. La plus généralement admise, et qui s'appuie sur quelques résultats expérimentaux, consiste à dire qu'elle est un organe d'équilibration et de locomotion : équilibration par la chaîne de Weber, quand elle existe, qui transmettrait à la vessie certaines excitations du dehors et notamment les différences de pression ; équilibration, surtout, en établissant une égalité de densité entre l'eau et le Poisson ; locomotion, par les variations du volume, qui augmenterait ou diminuerait suivant que le Poisson monte ou descend. Les divergences entre les auteurs portent uniquement sur le point de savoir si ces variations de volume sont actives ou passives. Mais, d'un accord unanime, la vessie gazeuse passe pour une remarquable adaptation à la vie dans l'eau.

Une simple étude comparative laisse planer des doutes sur cette interprétation. Les Poissons ne possèdent pas tous, à beaucoup près, une vessie gazeuse. Elle serait,

expliquent les auteurs, l'apanage des Téléostéens de surface ; les espèces de fond n'en auraient aucun besoin, puisqu'ils vivent continuellement à de bas niveaux. L'assertion est inexacte. Un très grand nombre de Téléostéens vivant en surface en sont dépourvus. Même il arrive que, parmi des espèces très voisines, *menant le même genre de vie*, les Scombres et les Thons par exemple, les uns ont une vessie et les autres n'en ont pas. Les Sélaciens de surface et de fond, ainsi que les Cyclostomes, en sont tous dépourvus. En revanche, des espèces de fond, voire des espèces abyssales, en possèdent une. Ces faits ne s'accordent guère avec l'hypothèse « adaptative », d'autant moins qu'on ne signale aucune disposition « compensatrice ».

Il y a plus. Certains Poissons, la Loche d'étang (*Cobitis barbatula*) et d'autres Cobitidés, ont une vessie incapable de fonctionner : ses parois, en effet, se composent d'une coque externe de tissu fibreux presque entièrement ossifié ; cette coque, très rigide, s'applique directement sur la paroi propre de la vessie ; elle l'enveloppe de toutes parts et la soustrait ainsi aux modifications de la pression extérieure : nous l'avons expérimentalement constaté, M.-L. Verrier et moi.

A cela s'ajoute l'opposition des physoclistes et des physostomes, qui est troublante. Que les physostomes laissent échapper du gaz par la bouche quand ils descendent en profondeur et qu'ils se mettent ainsi en « équilibre » avec le niveau où ils s'arrêtent, on pourrait, à la rigueur, l'admettre. Mais, en aucune façon, les physoclistes n'en sauraient faire autant. Même si le volume du gaz de leur vessie augmente ou diminue suivant le niveau où arrive le Poisson, la quantité de ce gaz ne change pas, et tout se passerait de la même manière s'il n'existait pas. Le rôle de la vessie close différerait-il de celui de la vessie ouverte ? Que l'on soit amené à se poser la question fournit une indication importante.

L'ensemble de ces faits ne donne pas grand crédit à

l'interprétation qui présente la vessie gazeuse comme une adaptation aux changements fréquents de niveau des Poissons téléostéens. La preuve expérimentale supprime tous les doutes (1). Vessie close et vessie ouverte ne fonctionnent pas de façon très différente. Le canal pneuma-

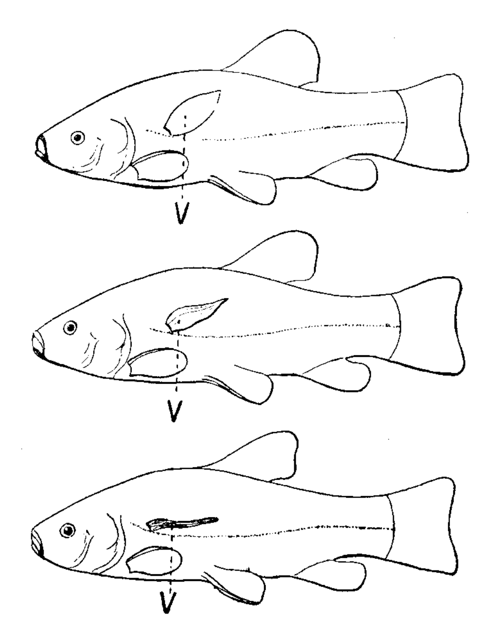


Fig. 23. — Expérience de la vessie extériorisée : au début ; pendant la dépression ; après le retour de la pression normale. V. lobe postéreur de la vessie (d'après Rabaud et Verrier).

tique des physostomes laisse bien passer quelques bulles de gaz, dans certaines conditions ; mais il est, en réalité, fort peu perméable. Sous l'effort d'une décompression, le gaz filtre à travers les parois qu'il distend et se répand

(1) Et. Rabaud et M.-L. Verrier, Recherches sur la vessie natatoire. *Bull. Biol.*, 1934, p. 188-231 et 1935, p. 87-136.

dans la cavité générale, tout comme chez les physoclistes. Nous l'avons démontré par l'expérience de la « vessie extériorisée » (Fig. 23) qui consiste à mettre à nu le lobe postérieur par une petite boutonnière pratiquée dans la paroi du corps. Pendant que la pression diminue, la turgescence de la vessie ne varie pas sensiblement ; mais quand on rend la pression normale, les parois vésicales s'affaissent, et d'autant plus que la décompression a été plus grande. Les faits sont les mêmes, que le canal pneumatique ait été ou non ligaturé, c'est-à-dire que le Poisson soit resté physostome ou ait été rendu physocliste. Du reste, la transformation se produit spontanément chez les Carpes. Leur vessie normale ressemble à celle de tous les Cyprins (Fig. 22) : sac bilobé, à lobe antérieur séparé du postérieur par un canalicule perméable, étroit et court. Chez de nombreux individus, appartenant aux

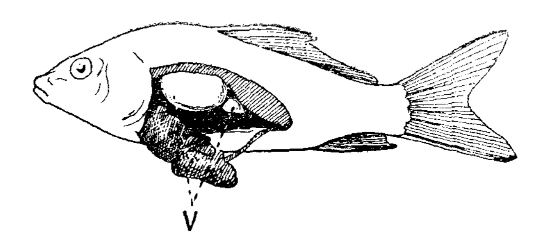


FIG. 24. — Carpe cuir.
Le lobe postérieur de la vessie, V, est sensiblement réduit (d'après Rabaud et Verrier).

variétés Carpe-cuir et Carpe-miroir, le lobe postérieur se réduit jusqu'à n'être qu'un cordon minuscule ; le canalicule interlobaire se comble, si bien que la vessie ne communique plus avec le dehors : la Carpe est devenue physocliste (Fig. 24 et 25). Rien dans son allure ou son attitude ne la distingue des individus normaux (1).

(1) Et. RABAUD et M.-L. VERRIER, Les variations morphologiques de la vessie natatoire de *Cyprinus carpio* et leurs conséquences biologiques. *Arch. de Zool. exp. et gén.*, 1939.

L'expérience de la vessie extériorisée donne une autre indication : une fois vidée par décompression, ayant conservé des parois intactes, la vessie ne se remplit que lentement, en 24 ou 48 heures. Et cette lenteur ne s'accorde guère avec des déplacements verticaux rapides et fréquents.

Enfin, l'expérience cruciale, consistant à exciser la vessie, donne une démonstration décisive. Les Poissons

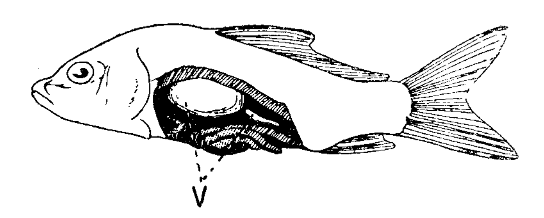


FIG. 25. — Carpe cuir.
Le lobe postérieur de la vessie, V, est transformé en un cordon (d'après Rabaud et Verrier).

cystectomisés reprennent, au bout de peu de temps. attitude et allure normales ; ils montent et descendent sans efforts. Cette expérience n'est pas nouvelle. Gouriet l'avait pratiquée, dès 1866, avec le même résultat. A l'époque, on lui avait objecté que l'air extérieur s'introduisant, au cours de l'opération, dans l'espace devenu libre, tenait lieu de vessie. L'objection n'a pas manqué de nous être opposée (1). Que l'air occupe, en effet, la place de la vessie, nul n'en doute. Le tout est de savoir quel rôle il joue et ce qu'il devient. En réalité, sa présence n'enlève rien à la force démonstrative de l'expérience. La vessie disparue, sa valeur hydrostatique supposée disparaît avec elle. La pression de l'air inclus est égale à la pression atmosphérique ; cette pression n'augmente

(1) Diverses notes aux *C. R. de l'Académie des Sciences* et de la *Soc. de Biologie*, par GUYÉNOT et ses élèves MEYERHANS et PLATTNER.

ni ne diminue sensiblement avec les déplacements verticaux du Poisson. Cet air intervient-il dans l'équilibration ? Evidemment non, car il se résorbe progressivement, à mesure que le temps passe. Des dissections et des examens radiographiques le montrent clairement. Corrélativement, les viscères remontent et prennent en grande partie la place précédemment occupée par la vessie. L'attitude et l'activité du Poisson ne manifestent aucun changement ; il conserve son équilibre.

En réalité, déplacements verticaux et équilibre du Poisson tiennent au jeu de la musculature, lui-même dominé par le système nerveux. On pouvait s'en douter en tenant compte d'une observation banale, celle d'un Poisson mourant ou anesthésié : bien que pourvu d'une vessie pleine de gaz sous pression, dès que les muscles faiblissent, l'animal se couche sur le côté. A cet égard il ressemble à tous les animaux ; pour tous, l'attitude est bien plus une fonction neuro-musculaire que la conséquence d'une disposition anatomique.

A cette observation s'ajoute l'expérience décisive de Canella (1). Elle consiste à supprimer fonctionnellement un œil en le recouvrant d'un vernis adhérent. Le tonus musculaire des Poissons ainsi éborgnés faiblit du côté opposé et, en dépit de sa vessie et de toute autre disposition morphologique, l'animal penche de ce côté. Il se redresse progressivement dans les jours qui suivent, à mesure que le vernis s'écaille et tombe.

La vessie gazeuse jouerait-elle un autre rôle ? Cette question ne reçoit aucune réponse positive. Les résultats de la cystectomie démontrent que les relations de la vessie et de l'oreille interne n'exercent aucune influence sur le mode d'activité du Poisson. Quant à l'hypothèse, parfois émise, d'une fonction respiratoire, elle tombe, elle aussi, devant les résultats de la cystectomie.

(1) M.-F. Canella, Influence de l'excitation lumineuse sur la position d'équilibre des Poissons. *C. R. Soc. Biol.*, t. 124, 1937.

En définitive, cet organe, de structure compliquée, qui soutient des rapports topographiques multiples avec les organes voisins, ne correspond à aucune adaptation morphologique, à aucune des particularités de la manière de vivre : vis-à-vis d'elles, il est une disposition tout à fait quelconque. Non seulement il ne facilite pas le comportement du Poisson, mais il crée pour lui un danger. Lorsque, par exemple, un Physocliste, pour une raison ou une autre, subit une dénivellation rapide de plusieurs mètres, le gaz inclus dans la vessie se dilate brusquement ; il fait éclater les parois, se répand dans le corps et refoule les organes devant lui ; il refoule notamment l'estomac, qui se dévagine dans le pharynx et fait hernie dans la bouche (1). Incapable de résister, le Poisson flotte à la surface couché sur le côté, privé des moyens de s'alimenter : loin de lui rendre le moindre service, la vessie place donc le Poisson en présence du pire.

L'équilibre des Poissons téléostéens dépendrait également de la « nageoire dorsale », appendice impair, disposé d'avant en arrière sur la ligne médio-dorsale. Elle aurait, selon Cuénot, la fonction d'une quille de bateau et jouerait dans la nage rapide. Son « rôle équilibrateur est évident » écrit-il. Sans chercher longtemps, on trouve les faits qui donnent à l' « évidence » sa pauvre signification d'affirmation formulée pour les besoins d'une idée préconçue.

Passons sur l'assimilation à la quille d'un bateau, dont la position relative est à l'opposé et qui, par suite, ne fend pas l'eau dans des conditions comparables. Dans

(1) L'un des élèves de Guyénot, Meyerhans, ignorant sans doute les rudiments de l'anatomie des Poissons, a prétendu que la vessie sortait par le pharynx dévaginé. Le pharynx des Poissons est pourvu d'une armature rigide et ne saurait se dévaginer ; en outre, l'œsophage et l'estomac lui font suite, s'opposant au passage de n'importe quel viscère et du gaz (Meyerhans, Le canal pneumatique et la vessie natatoire des Poissons physostomes. *C. R. Ac. Sc.*, 1935, note présentée par M. Caullery).

la nage rap e, l'équilibre du Poisson serait assuré, s'il en était be oin, par la vitesse du déplacement, comme est assuré l'équilibre d'un cerceau qui roule avec une suffisante rapidité. La nageoire dorsale n'y ajoute rien. D'ailleurs, l'action neuro-musculaire suffit amplement, comme elle suffit dans la nage lente. En réalité, pas plus que la vessie gazeuse, cette nageoire n'empêche un Poisson anesthésié ou éborgné de basculer. Souvent, d'ailleurs, elle est relativement souple et ondule sous l'influence des mouvements du corps, inapte à jouer un rôle particulièrement utile.

Envisageons alors d'autres organes locomoteurs, les appendices des Equidés et des Ruminants. Par la constitution de leur squelette, ils représenteraient une adaptation à la course. Aux membres postérieurs de ces Mammifères, manque le péroné ; aux membres antérieurs le cubitus est rudimentaire chez les Equidés, plus développé chez les Ruminants, mais chez tous soudé au radius. La réduction porte aussi sur les os du carpe et du tarse, sur ceux du métacarpe et du métatarse. Métacarpe et métatarse, très allongés, s'articulent avec l'unique doigt, et l'unique orteil, tous deux entourés par un ongle épais (sabot), chez les Equidés ; avec deux doigts et deux orteils, munis chacun d'un sabot, chez les Ruminants. Ainsi organisés, ces Mammifères marchent sur l'extrémité des doigts et des orteils revêtus par le sabot. C'est à cette disposition que les auteurs attribuent une vertu spéciale : cessant de servir à la préhension, le membre antérieur perd ses mouvements de latéralité et, du même coup, se trouve adapté à la course, aussi bien que le membre postérieur. Par suite de cette « spécialisation », la multiplicité des doigts et des orteils perd toute raison d'être ; une réduction s'ensuit.

Nous verrons, ultérieurement, ce qu'il faut penser de la « spécialisation ». Examinons, pour le moment, cette prétendue adaptation à la course.

Quand on compare Equidés et Ruminants actuels à leurs correspondants fossiles, on range facilement en série une suite d'appendices qui donne l'impression d'une réduction progressive des doigts et des orteils, allant des extrémités tétradactyles aux extrémités didactyles ou monodactyles. Nul ne sait si cette série chronologique correspond ou non à une continuité génétique : on n'en tire pas moins argument en faveur d'une adaptation par étapes à la course.

Conclusion inexplicable, sinon qu'elle traduit ce postulat arbitraire que toute conformation est une mise en accord de la forme avec la manière de vivre. Et, comme on sait, pour satisfaire au postulat, on ne manque pas d'adapter, si l'on peut dire, la manière de vivre à la conformation. Tel est, précisément ici, le cas : l'interprétation relative aux Equidés et aux Ruminants ne repose sur aucune donnée.

Comparons, en effet, ces Ongulés aux Onguiculés. Ceux-ci marchent sur la face inférieure des doigts et des orteils munis de griffes ; ils courent avec aisance, souplesse et rapidité, escaladent sans peine des pentes abruptes ; même, certains d'entre eux grimpent aux arbres, s'accrochent avec leurs griffes et grâce aux mouvements de rotation du radius sur le cubitus. En bref, aucun mode de déplacement ne leur est interdit. En revanche, les sabots limitent étroitement les possibilités des Ongulés, sans apporter le moindre avantage. Et s'il faut voir dans la structure de leur squelette une spécialisation, on voit aussi — et surtout — des inconvénients : réduction du squelette des membres et production de sabots n'améliorent certainement pas la rapidité de la course, comparativement à celle d'un Onguiculé.

S'il était exact, d'ailleurs, que la vitesse du déplacement joue un rôle important dans la vie de ces animaux, les sabots, ce semble, créeraient des difficultés. Chamois, Chèvres et autres Ruminants vivent souvent sur des

pentes abruptes, voire sur des rochers ; ce sont les régions qui les attirent, qui répondent à leur état constitutionnel ; ce sont les vraies conditions de leur existence : ils vivraient plus facilement et mieux s'ils pouvaient s'agripper aux pentes avec des griffes, au lieu de glisser sur elles avec leurs sabots. Les griffes seraient leur véritable adaptation morphologique ; et, justement, leur conformation et leurs tendances sont contradictoires.

L'étude des ailes mène à des constatations non moins caractéristiques, aussi bien chez les Oiseaux que chez les Insectes.

Adaptation au vol, dit-on de ces organes : Insectes et Oiseaux ne volent-ils pas ? Argument péremptoire en faveur de l'ajustement des formes et des fonctionnements aux conditions de l'existence. Nul argument n'est plus singulier.

Evidemment, les Oiseaux ne voleraient pas, et les Insectes pas davantage s'ils n'avaient des ailes : chacun le constate et nul n'en doute, ils ne voleraient pas s'ils n'en possédaient les moyens. Mais, que ces moyens existent, s'ensuit-il qu'ils proviennent d'une « adaptation » à la manière de vivre ? Comment le prétendre sans risquer de choir dans le comique ? Parler d'adaptation au vol revient, en somme, à supposer que les Oiseaux et les Insectes volaient, se trouvaient tout au moins entraînés à voler, que leur manière de vivre était la locomotion aérienne avant qu'ils puissent la pratiquer. Pareille conception dépasserait sensiblement les limites du vraisemblable et dénoterait un solide parti-pris, aveuglant toute réflexion.

Quelques précisions, toutefois, ne sont pas inutiles. Le plus curieux, en l'occurrence, est que les ailes ne servent pas toujours à voler. Parmi les Oiseaux, les Autruches et l'ensemble des Ratites sont incapables de quitter le sol. Sans doute, dans une marche rapide, bat-

tent-ils des ailes : faudrait-il alors penser que l' « adaptation » au vol se transforme en une « adaptation à la course » ? Le Turnix sauvage, fort médiocre voilier, ne s'envole que très exceptionnellement et s'élève peu au-dessus du sol ; son envolée est toujours brève. De même en est-il de plusieurs Gallinacés, auxquels les ailes n'apportent qu'une aide problématique. En ce qui les concerne, les naturalistes admettent que la domestication entraîne la perte du vol. L'argument ne vaut pas pour les Ratites ni pour le Turnix ; de plus, la domestication n'aurait pareil effet que si, par un moyen ou par un autre, l'Homme s'appliquait à supprimer le jeu des ailes.

Les probabilités sont, sans doute, très différentes : la domestication n'a sûrement pas déterminé l'incapacité de vol. Constamment en liberté, rien n'empêchait ces Oiseaux d'aller et venir en volant, comme ils vont et viennent en marchant. D'autres Oiseaux, tels les Pigeons, n'ont pas cessé de voler, bien que domestiqués tout autant que les Gallinacés de basse-cour ; la musculature des ailes de ceux-ci est impuissante à les mouvoir avec la force et la rapidité capables de les élever et de les soutenir ; au contraire, la musculature des ailes de ceux-là joue avec force, et ils volent.

La même chose se passe chez les Insectes, dont aucun ne mérite la qualification d'animal domestique. Nombre de ceux qui possèdent des ailes manquent de muscles ou n'ont que des muscles insuffisants. Le Staphylin commun, muni d'ailes normales, normalement repliées sous les élytres, ne les utilise jamais ; il ne vole pas, il court. La Forficule vulgaire (*Forficula auricularia*), Orthoptère de plein air, possède aussi des ailes, de longues ailes repliées sous les élytres ; mais les muscles moteurs font défaut. C'est au point que, lorsqu'on déplie les ailes, l'Insecte ne peut ni les replier, ni les étendre et s'envo-

ler (1). Deux Hémiptères aquatiques, *Nepa cinerea* et *Naucoris cimicoïdes*, sont également incapables d'utiliser leurs ailes. De mon côté, j'ai constaté la même incapacité chez les Mantes femelles. Leurs ailes, pourtant, sont aussi bien développées que celles des mâles. L'incapacité existe dès la naissance de l'Insecte parfait, alors que l'abdomen n'est pas encore alourdi par la multiplication et la croissance des œufs. Lancée en l'air, toute femelle retombe lourdement, sans étendre ses ailes, tandis qu'un mâle, à peine lâché, prend son vol. Réaumur, qui a constaté l'inactivité des ailes chez certains Papillons, se demande, sans insister, si vraiment les ailes sont faites pour voler.

A coup sûr, privé de surface portante, nul animal ne s'élève et ne se maintient au-dessus du sol ; encore faut-il une musculature qui mette la surface en action. La preuve est faite que les deux parties ne sont point corrélatives l'une de l'autre. Elles ne le sont en aucun sens : aux ailes sans musculature, s'oppose la musculature sans ailes. Tel est en particulier, le cas des Diptères étudiés par L. Mercier, *Drosophila melanogaster* et *Geomyza sabulosa* (2).

En présence de ces faits, où trouver l' « adaptation » morphologique ? à quoi correspondent les ailes inutilisables ou les muscles sans point d'appui ? Les animaux envisagés mènent une vie tout analogue à celle des animaux dont les ailes fonctionnent. Les nécessités de l'alimentation exigent des Mantes femelles ce qu'elles exigent des mâles ; l'absence ou la réduction des muscles apportent une difficulté que ces mâles ne rencontrent pas. Mieux encore. Un Diptère, *Chersodromia hirta*,

(1) L. Mercier et Poisson, Contribution à l'étude de l'atrophie des ailes et des muscles du vol chez les *Forficulidae*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 177, 1923.

(2) L. Mercier, *Geomyza sabulosa* Hal, microdiptère à ailes réduites ; perte de la faculté du vol chez cette espèce suivant le processus drosophilien. *C. R. Acad. Sc.*, t. 179, 1924.

étudié par L. Mercier (1), n'utilise que peu ses ailes, parfaitement développées. Tous les individus vivent, rigoureusement, de la même manière sous les paquets d'Algues rejetés par la mer. Soulève-t-on l'un de ces paquets ? la plupart des individus se dispersent avec agilité, sans battre des ailes ; quelques-uns, cependant, s'envolent. Or, l'examen histologique montre que, selon les individus, et quel que soit leur sexe, le nombre des fibres musculaires varie du simple au double.

Parlera-t-on de dégénérescence ? Encore faudrait-il qu'elle correspondît aux conditions d'existence, qu'elle fût « adaptative » au point de vue morphologique. Elles n'y correspond, ni pour les femelles des Mantes, ni pour les *Chersodromia*. Les unes et les autres se déplacent et les déplacements au vol seraient, d'évidence, plus faciles et plus rapides que les déplacements pédestres.

En définitive, l'interprétation courante n'encadre pas les faits. Une fois de plus, nous nous trouvons en présence de dispositions indépendantes de la manière de vivre, qu'il s'agisse d'ailes liées à une musculature active, d'ailes sans muscles ou de muscles sans ailes (2).

Que signifie d'ailleurs, « adaptation au vol », sinon que l'animal utilise, pourrait-on dire, les moyens dont il dispose ? S'il a des ailes, des muscles suffisants et certaines réactions du système nerveux, il vole. Privé d'ailes, il marche. Dirons-nous alors « adaptation à la marche »?

(1) L. Mercier, Variation dans le nombre des fibres des muscles vibrateurs longitudinaux chez *Chersodromia hirta* Walk. Perte de la faculté de vol. *C. R. Acad. Sc.*, t. 171, 1920.

(2) On ne saurait tenir compte de l'opinion suivant laquelle certains Vertébrés se seraient « adaptés » au vol en sautant d'une branche d'arbre à l'autre, d'un arbre à l'autre. Ces efforts prolongés durant de nombreuses générations auraient engendré les dispositions morphologiques qui ont abouti à l'aile des Chauves-Souris et à celle des Oiseaux. De même, des bonds renouvelés hors de l'eau auraient déterminé la production des nageoires à large surface caractéristiques des Poissons-volants. Les Insectes ne sont pas compris dans cette « explication ». C'est dommage. En tout cas, l'explication ne mérite pas discussion ; elle ne mériterait même pas mention, si elle n'avait récemment paru dans le plus grave des Recueils.

Les appendices des bipèdes, des quadrupèdes, des hexapodes, des Décapodes, des Myriapodes, etc. seraient ainsi autant d'adaptations à la marche. Il faudrait expliquer quelles sont les particularités de la manière de vivre qui régissent le nombre des pattes ; ou celles qui régissent le nombre d'ailes. De tout Homme dont les jambes sont de longueur inégale, dira-t-on qu'il est adapté à la marche claudicante ? On n'hésite d'ailleurs pas à parler d'adaptation au saut pour les Mammifères dont les membres antérieurs sont relativement courts (1). Et, en l'absence de tout appendice, admettra-t-on une « adaptation au glissement », à la reptation ? On devrait aller jusqu'au bout et dire de chaque organe qu'il est une adaptation à son mode de fonctionnement : les yeux à la vision, les oreilles à l'audition, l'intestin à la digestion, etc. et, pour conclure, passer en revue toutes les manifestations des propriétés qui font la matière vivante.

Rien n'est plus significatif, au sujet de ces prétendues adaptations que la locomotion bipède. La plupart des Oiseaux tiennent le corps sensiblement horizontal, de sorte que rien n'est pratiquement changé à la position des organes internes relativement à la pesanteur. Il en va tout autrement chez l'Homme. Sa marche bipède s'accompagne d'un redressement : son corps est vertical. Mais la diposition des viscères ne subit aucune modification corrélative. Ces viscères tirent de tout leur poids sur les ligaments ; de plus, le sang veineux de la partie inférieure du corps exige un travail supplémentaire du cœur. Aussi les chutes d'organes — les ptoses — et les varices sont-elles d'une extrême fréquence. En outre, l'analyse détaillée du squelette et des muscles humains, leur comparaison avec ceux des Singes anthropomorphes, le Gibbon en particulier, lui aussi constamment dressé,

(1) Sur l'*adaptation au saut*, voir p. 212.

démontrent que la conformation des os et des articulations n'est pas spécialement adaptée à la station debout. Ici encore, le jeu des réflexes passe au premier plan, sans que l'on soit en droit de subordonner les dispositions morphologiques au genre de vie. On pencherait plutôt à penser que l'attitude verticale est l'un des meilleurs exemples de non adaptation morphologique.

Un exemple d'un genre différent, mais non moins démonstratif, est fourni par les Cercaires, larves des Distomes. Nombre d'entre elles possèdent un appendice caudal dont la forme varie beaucoup selon les espèces. Cet appendice existe même chez des espèces qui ne mènent pas une vie libre. Chez les unes, c'est une queue natatoire servant activement à la progression ; chez d'autres, elle n'est pas natatoire. De plus, beaucoup de Cercaires, même aquatiques, sont anoures, notamment celles des *Gymnophallus* ; elles n'en mènent pas moins une vie libre et se déplacent tant qu'elles n'ont pas rencontré leur hôte : la migration n'est donc pas liée à l'existence d'un appendice natatoire. Enfin, diverses Cercaires se développent aux dépens de Gastéropodes terrestres. Elles ne traversent pas une phase vraiment libre, car leurs migrations se réduisent à aller du tube digestif dans le rein en passant par le dehors. De ces Cercaires « terrestres » les unes ont une queue très mobile, très allongée et extensible, par exemple celle des *Dicrocaelium* ; d'autres sont anoures. Ces faits sont éloquents. R. Ph. Dollfus, qui leur a consacré une étude approfondie, conclut en toute assurance : « J'ai été amené à rechercher si, étant donnée la morphologie d'une Cercaire, il était possible, comme on le croit ordinairement, d'en tirer quelque déduction, permettant de préciser le genre de vie qu'elle mène et du milieu où elle s'enkyste.

« Après un examen comparé de la morphologie des Cercaires et du milieu où vit leur hôte, j'ai pu me rendre compte que des Cercaires à morphologie très rapprochée, paraissant semblables, habitent des hôtes très différents

et avaient des destinées tout à fait éloignées. Des Cercaires très différents habitent un milieu identique.

« J'ai pu établir que ce n'est qu'arbitrairement que l'on attribue couramment certaines formes à certains milieux (1). »

3. — *La forme en fonction de l'habitat : les Pagures.*

Les Pagures, ou Bernards l'Ermite, mènent une vie singulière et propre à frapper l'imagination des naturalistes. Ces Crustacés décapodes se logent dans une coquille vide de Mollusque gastéropode et la transportent avec eux dans leurs déplacements. Diverses particularités du corps des Pagures paraissent dépendre étroitement et directement de la forme spiralée de cet habitat. Des « observateurs » n'ont pas manqué d'y voir un remarquable ajustement ; ils le donnent même comme l'un des plus beaux exemples d'adaptation morphologique.

Passons les faits en détail. Un examen méthodique confirme-t-il l'interprétation courante ? Nous allons voir qu'elle repose, ici comme ailleurs, sur le postulat classique ; et qu'il y a loin du postulat à la réalité.

Rappelons, tout d'abord, que la coquille des Gastéropodes est enroulée en spire ; l'axe de la spire est la *columelle*. L'abdomen des Pagures, volumineux, long et souple, s'enroule autour de la columelle et s'enfonce plus ou moins profondément suivant les circonstances. Des cinq paires de pattes thoraciques (péréiopodes) la 4e et la 5e sont fort grêles et se terminent par une surface rugueuse. Les pattes de la première paire, terminées par une pince, sont asymétriques, l'une des deux

(1) R. Ph. Dollfus : *a*) *Cercaria pachycerca* et les Cercaires à queue dites à moignon. IXe Congrès de Zool., 1913 ; *b*) Les Distomes des Stylommatophores terrestres. *Annales de Parasitologie*, 1935.

étant sensiblement plus petite que l'autre — tantôt la droite, tantôt la gauche suivant les espèces. Quant aux appendices abdominaux, ils sont extrêmement petits ; même, ceux de droite font souvent défaut, tout au moins sont-ils réduits à des rudiments. Seule, la dernière paire, les *uropodes*, existe constamment ; elle est très courte, mais très calcifiée. Chaque uropode forme un stylet solide, terminé par une surface rugueuse ; le stylet droit est toujours plus court que le gauche. De même, l'extrêmité caudale, le *telson* est une plaque asymétrique, fortement calcifiée. L'abdomen lui aussi paraît légèrement asymétrique dans son ensemble, le côté droit légèrement moins développé que le gauche, d'où une inflexion vers la droite. Enfin, une partie des viscères, logée dans le thorax chez les Décapodes « normaux », est située dans l'abdomen des Pagures.

Appendices réduits et asymétriques, volume et souplesse de l'abdomen, migration des viscères, suggèrent aux naturalistes une explication très simple. Les coquilles des Gastéropodes ont, pour l'immense majorité, un enroulement dextre ; l'abdomen des Pagures s'enroulerait donc de droite à gauche, et de telle sorte que leur côté droit s'appuie sur la columelle. Enfermé dans un espace relativement clos, le tégument de l'abdomen gagnerait en souplesse, et le contact — la pression — de cet abdomen contre les parois de la coquille amènerait l'atrophie des appendices, surtout de ceux du côté droit. Pourtant, les uropodes, quoique réduits, restent calcifiés et rigides, en raison de leur rôle supposé de moyen de fixation de l'animal à la coquille. En outre, par leur extrémité rugueuse, ils frotteraient contre les parois de la coquille à la manière d'un frein. Des deux dernières paires de pattes thoraciques, la dernière surtout remplirait le même office ; l'avant-dernière servirait plutôt à nettoyer la chambre des branchies. Seule, l'inégalité des pinces serait indépendante de cette « adaptation ». Quant au déplacement des viscères, en

dégageant le thorax, il faciliterait son introduction dans la coquille.

Telle est l'interprétation actuellement admise sans la moindre réserve. Elle découle tout droit du postulat morphologique. Chacun admire cet exemple si démonstratif d'un ajustement de la forme à l'habitat, mais nul ne s'avise de procéder à la moindre vérification. L'interprétation, pourtant, n'est qu'une longue et lourde erreur; elle ne correspond pas aux faits.

Et voici les faits, que chacun observera sans grande difficulté.

Ne faudrait-il pas, avant tout, examiner si la position des Pagures dans la coquille est bien celle que l'interprétation lui attribue ? Maintenons un Pagure enfermé dans sa coquille en appliquant le pouce de la main gauche sur l'orifice de la coquille ; puis, au moyen d'une pince coupante, pratiquons une large ouverture dans la paroi de façon à découvrir l'abdomen. Quoique partiellement mis à nu, le Pagure ne bouge pas et demeure enroulé sur la columelle : nous constatons alors, fait capital, que cet abdomen s'enroule non par son côté droit, mais par sa face ventrale : sa position exacte diffère donc de 90° de la position qui lui est arbitrairement assignée (1). Et cette simple constatation suffit : elle supprime le principal de l'interprétation classique. Les rapports vrais diffèrent essentiellement des rapports supposés : ni le côté droit ni le côté gauche de l'abdomen ne touchent à la columelle ; et c'est le côté gauche qui prend, avec la paroi de la coquille, le contact le plus direct ; le côté droit en demeure relativement éloigné. L'atrophie des appendices gauches ne provient donc pas d'une pression continue.

Exerçons maintenant, sur le Crustacé, une traction en le prenant par les pinces : l'animal se contracte et résiste vigoureusement à notre effort. Regardons de

(1) Et. Rabaud, Recherches sur le comportement et l'adaptation des Pagures. *Archives de Zool. exp. et générale*, 1941.

près : les uropodes restent appliqués contre l'abdomen. Au besoin, maintenons-les au moyen d'un stylet, ou brisons-les d'un coup de ciseaux, la résistance ne faiblit pas : l'accrochage est le fait d'une contraction musculaire puissante. Si nous parvenons à la vaincre et que l'animal glisse, il sort presque entièrement de la coquille ; alors, mais alors seulement, les uropodes s'accrochent parfois à la columelle.

Du même coup, la belle construction s'effrite. A supposer que le frottement de l'abdomen contre la paroi de la coquille détermine l'atrophie des appendices abdominaux, l'atrophie devrait être beaucoup plus marquée à gauche qu'à droite. Quant au rôle des uropodes, il est occasionnel. Habituellement, en effet, le thorax du Pagure sort seul de la coquille ; les stylets ne s'accrochent à la columelle que si, par accident, l'abdomen se dégage sur les trois-quarts de sa longueur. Au surplus, les rugosités des uropodes glissent avec la plus grande facilité sur la paroi interne, parfaitement lisse, de la coquille.

L'interprétation dans le sens d'une adaptation morphologique ne prend-elle pas l'allure d'un pur roman ? Poussons encore l'analyse et nous verrons le roman se développer. Que signifient la brièveté et la gracilité des 4e et 5e paires d'appendices thoraciques ? Elle n'est pas spéciale aux Pagures. Chez d'autres Décapodes, telles les Galathées, la 5e paire, notamment, est à la fois courte et grêle ; et cette conformation n'a rien à faire avec le mode d'existence. S'agirait-il du nettoiement de la chambre des branchies ? tous les Décapodes devraient procéder au même nettoiement. Or, les 4e et 5e péréiopodes de la plupart d'entre eux ont des dimensions proportionnées à celles des paires antérieures ; elles ne peuvent remplir office de balai : ces Crustacés, pourtant, ne succombent pas à l'asphyxie. Au demeurant, la gracilité de ces appendices postérieurs ne répond à aucune particularité de l'existence. De même en est-il de l'asymétrie

des pinces. Les naturalistes n'insistent pas à son sujet, car pareille asymétrie existe chez un grand nombre de Décapodes, sans que l'on ait encore imaginé une adaptation à leur mode de comportement.

Est-ce tout ? Les Pagures vivent dans une coquille dextre, infléchissant l'abdomen vers la droite. L'animal serait-il incapable de s'introduire dans des tubes d'une autre forme ? Nullement : il s'introduit dans n'importe quelle cavité, en spire gauche ou rectiligne. Il s'y introduit et s'y installe à demeure. Extrayons donc un Pagure de sa coquille et tenons-le par le thorax, de façon que son abdomen pende : sans doute constatons-nous une inflexion vers la droite, mais vraiment peu marquée. Nous constaterons aisément d'ailleurs, en diverses circonstances, que cet abdomen se tortille en tous sens avec une égale facilité.

Reste alors la migration de certains viscères du thorax dans l'abdomen. Le volume de ces viscères est relativement faible ; et leur absence n'entraîne pas une diminution marquée du céphalo-thorax. Ce n'est certainement pas cela qui empêcherait le Pagure de s'enfermer dans une coquille. Très souvent, en effet, il adopte une coquille d'un calibre très supérieur à ses propres dimensions. De plus, et surtout, la situation intra-abdominale des mêmes viscères existe chez des Crustacés, tels que les Squilles, qui vivent librement, en dehors de toute coquille.

A la vérité l'interprétation morphologique n'est qu'un roman, ingénieux peut-être, mais sans réalité. En faut-il une preuve supplémentaire ? La larve des Pagures la fournit. Dès son éclosion, cette larve nage, dépourvue de toute enveloppe, et traverse successivement plusieurs phases. Parvenue à la phase ultime, elle cesse de nager et tombe sur le fond. Dès ce moment, elle présente l'asymétrie caractéristique des Pagures adultes. Et comme elle nageait librement en pleine eau, il semble difficile d'attribuer cette asymétrie à l'influence de la vie dans une coquille spiralée.

L'argument n'est-il pas péremptoire ? Non ! affirment les morphologistes. Ce sont là des caractères acquis, devenus héréditaires ; ils passent de l'adulte à la larve par un processus d' « anticipation embryogénique ». Affirmation gratuite et que démentent les faits ; car les faits démentent, nous l'avons vu, que les caractères acquis par l'adulte deviennent héréditaires. Et quant à la prétendue « anticipation », elle n'est qu'une vue de l'esprit, de l'esprit aveuglé par une idée préconçue : à son appui n'existe aucune preuve, si faible soit-elle.

Mais alors, que signifient ce genre de vie et cette conformation ? Tout démontre que cette conformation ne correspond pas au genre de vie, en dépit des apparences. En réalité, nous avons affaire à des Crustacés fouisseurs. Mis à nu, la plupart d'entre eux s'enfoncent dans le sable ou s'introduisent sous les pierres. Ils obéissent à des excitations extérieures diverses et cessent de fouir dès que, enfoncés dans le sable, ou dans une cavité quelconque, ils échappent à ces excitations : ils manifestent, en somme, le mode de réaction qu'est le stéréotropisme. Nombre d'autres Crustacés réagissent de manière analogue, bien que conservant une conformation « normale ».

Dès lors, comment comprendre l'asymétrie des Pagures ? Elle n'est et ne peut être que la manifestation de leur état constitutionnel. Pareille asymétrie existe en d'autres cas où rien ne permet de la rattacher à une influence mécanique. Les Annélides du groupe des Spirorbes, par exemple, habitent un tube calcaire contourné et toujours dans le même sens, à droite ou à gauche, suivant les espèces. Mais on ne saurait incriminer l'influence de ce tube : les Spirorbes ne l'adoptent pas, elles le construisent, et le construisent, précisément, en fonction de leur asymétrie : celle-ci ne dépend que de leur constitution propre ; elle est et ne peut être que la conséquence de leur métabolisme lié aux échanges avec le dehors.

Les Mollusques gastéropodes construisent eux aussi, leur coquille. S'ils la construisent en spirale, c'est qu'ils sont asymétriques et spiralés. Comparativement à d'autres Mollusques, leur corps est tordu et la torsion s'accompagne d'un déplacement du système nerveux, tandis que manquent certains organes d'un côté. Cette structure anatomique est antérieure à la sécrétion d'une coquille : celle-ci s'est, en quelque manière, moulée sur un corps asymétrique et tordu. Quant à l'origine de cette conformation, nous ne savons rien, si ce n'est qu'elle exprime un certain état constitutionnel, indépendant de toute contrainte mécanique. C'est, à coup sûr, un phénomène de même ordre qui est à la base de la conformation des Pagures.

Certes, à leur sujet, nous avons beaucoup à apprendre. Les réactions du système nerveux jouent, sans conteste, un rôle de premier plan. Les solides d'un certain volume, notamment, attirent les Pagures ; des réflexes variés entrent en action à leur contact : il faudra les soumettre à une étude expérimentale, qui sera délicate et difficile. Et ce n'est pas en nous leurrant d'un conte loin de toute réalité que nous acquerrons quelques connaissances précises. Il fallait, avant tout, dans ce cas particulier comme dans tous les autres, montrer combien les explications morphologiques s'écartent des faits.

4. — *Armures buccales et régimes alimentaires.*

L'opération, du reste, se poursuit aisément pour les conformations les plus variées et l'on pourrait s'en tenir là. Mieux vaut, pourtant, analyser d'autres cas, non moins démonstratifs. Les armures buccales, dans leurs relations avec les régimes alimentaires, conduisent à des constatations particulièrement suggestives.

A. — Autour de la bouche d'un très grand nombre

d'Insectes, Coléoptères, Orthoptères, Odonates, etc. sont disposées : une lèvre supérieure et une lèvre inférieure ; entre les deux, une paire de *mandibules* et, au-dessous d'elle, une paire de *maxilles* faisant office de pince coupante (Fig. 26). L'ensemble constitue une armure (type broyeur) qui entame les tissus végétaux ou animaux, les ronge, les broie, les mastique. En outre, le pharynx exécute, le cas échéant, des mouvements de succion qui permettent à l'animal d'aspirer des substances fluides. Pour ces Insectes, les possibilités alimentaires n'ont d'autres limites que la résistance des matériaux, relativement à la rigidité des pièces buccales et à la puissance des muscles qui les mettent en action.

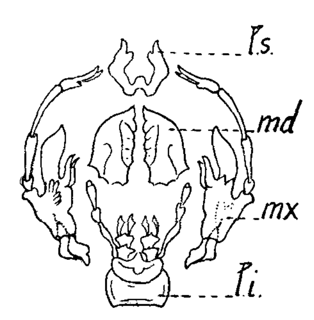


Fig. 26. — Armure buccale d'Insecte, du type broyeur : *Ls*, lèvre supérieure ; *li*, lèvre inférieure ; *md*, mandibule ; *mx*, maxillaire.
La lèvre inférieure et le maxillaire portent des *palpes*.

Tous les Insectes possèdent les mêmes pièces buccales ; mais, chez nombre d'entre eux, elles affectent une forme et des rapports très différents.

Les maxilles des Hyménoptères s'allongent en une lame que flanque, à droite et à gauche, la moitié correspondante de la lèvre inférieure. L'ensemble forme une « langue », simplement capable de lécher et de frotter (type lêcheur). Seules, les mandibules conservent la possibilité de couper (Fig. 27).

La lèvre inférieure des Hémiptères et des Diptères, très longue, s'incurve en une gouttière. Au-dessus d'elle, et la fermant d'un bout à l'autre, s'étend une lame plane, qui est la lèvre supérieure. A l'intérieur du tube ainsi constitué se meuvent mandibules et maxilles transformées en stylets, plus ou moins rigides suivant les espèces

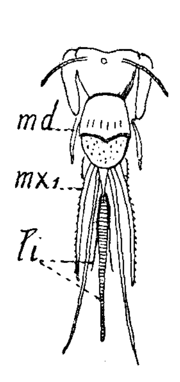


Fig. 27. — Armure buccale d'insecte, du type lécheur. *ls*, lèvre supérieure; *li*, lèvre inférieure; *md*, mandibule *mx*, maxillaire.

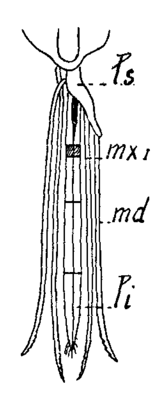


Fig. 28. —Armure buccale d'insecte, du type suceur labial. *li*, lèvre inférieure allongée en gouttière, en partie fermée par la lèvre supérieure (*ls*) ; mandibules *md* et maxillaire *mx* styliformes.

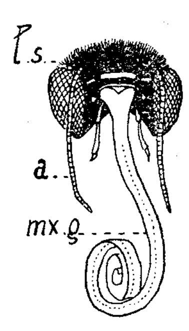


Fig. 29. — Armure buccale d'insecte du type suceur maxillaire. *ls*, lèvre supérieure ; *mxg*, maxillaires droit et gauche fusionnés et allongés ; *a*, antennes.

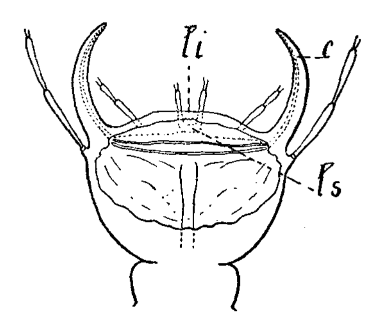


Fig. 30. — Armure buccale d'insecte (type suceur mandibulo-maxillaire). *li*, lèvre inférieure ; *ls*, lèvre supérieure ; *c*, crochets formés par la mandibule et le maxillaire (le pointillé indique le canal interne).

(type suceur labial) (Fig. 28). Munis d'une telle armure buccale, Hémiptères et Diptères ne peuvent ni broyer ni ronger. Seule leur reste la ressource de piquer et de sucer. Encore faut-il ajouter que, en raison de la flexibilité de leurs stylets, la succion seule reste possible à bien des Diptères.

Les maxilles droit et gauche des Lépidoptères, très longs, parfois démesurément, se soudent en une trompe, souvent flexible, et s'enroulant sur elle-même en position de repos. Lèvre supérieure, lèvre inférieure et mandibule ne sont plus que de courts moignons. Ainsi pourvu, le Papillon en est réduit à aspirer des substances fluides (Type suceur maxillaire, Fig. 29).

Enfin, mandibules et maxilles de chaque côté, toutes deux longues et incurvées en gouttière, se soudent en un tube, qui fait suite au pharynx et se termine en pointe effilée s'ouvrant, vers l'extrémité, par un fin pertuis. Le tube de droite et celui de gauche convergent, tandis que les lèvres, soudées l'une à l'autre, obturent la bouche (Type suceur maxillo-mandibulaire). A ce type appartiennent les larves de Dytiques, de Fourmilion, de Chrysopes, d'Osmyle, etc. (Fig. 30).

D'un type à l'autre, toutes les pièces sont homologues ; elles se ressemblent, d'ailleurs, étroitement chez l'embryon. Elles se seraient donc « adaptées », suivant l'affirmation courante, à cinq modes de vie différents. L'affirmation ne s'accompagne d'aucun éclaircissement sur les conditions qui auraient provoqué ces « adaptations ». Sous quelles influences les Insectes auraient-ils modifié, non point leur régime alimentaire, mais la manière de s'alimenter ? En outre, comment ces dispositions diverses faciliteraient-elles l'existence ?

Une remarque très simple répond à ces questions essentielles.

Le type broyeur donne à l'Insecte toutes possibilités : couper, déchirer, broyer, ronger, aspirer. Et de fait, Coléoptères, Orthoptères, Odonates s'accommodent de *tous*

les régimes alimentaires. Aucune particularité de leur armure buccale ne les empêche de se nourrir de chair vivante ou morte, de plantes les plus variées, de brouter de minuscules champignons ou des grains de pollen, d'aspirer des liquides. En revanche, toute modification de l'armure buccale aura pour effet certain de restreindre le régime, et souvent de façon fort étroite.

Or, c'est justement cette restriction poussée à l'extrême que les morphologistes appellent une « adaptation particulièrement réussie ». Devant la trompe des Papillons, qui se déroule et « plonge dans le nectar des fleurs », ils se pâment d'admiration, insistant sur la parfaite concordance de l'organe et de son usage. L'idée ne les effleure pas que l'Insecte n'a, de sa trompe, qu'un seul emploi possible : aspirer des sucs ou de minuscules grains de pollen ; ils n'aperçoivent pas que ce mode d'alimentation n'apporte avec lui aucun avantage. En réalité, le Lépidoptère se nourrit comme il peut et se comporte comme un véritable impotent : une armure du type broyeur lui faciliterait toutes choses.

L'admiration benoite des morphologistes touche presque à l'extase devant l'armure du type maxillo-mandibulaire : étonnante adaptation, s'écrient-ils, grâce à laquelle les larves de Dytiques enfoncent leurs crochets dans le corps d'une proie, puis injectent un suc qui, par une *digestion externe*, réduit le contenu en bouillie. La larve aspire aisément cette nourriture liquide. Mieux encore : cette larve vivant dans l'eau, capturant ses proies sous l'eau, risquerait d'avaler les impuretés que l'eau renferme : la conformation de l'armure buccale et le mode de digestion la mettent à l'abri de pareils accidents (1). Comment ne pas admirer sans réserve un si merveilleux exemple d' « adaptation » à la vie aquatique?

Seulement, leur attention solidement retenue par ce

(1) P. Portier, Recherches physiologiques sur les Insectes aquatiques. *Arch. Zool. exp. et gén.*, 1911.

cas particulier, les morphologistes oublient les notions les plus élémentaires. Ils contemplent une larve et ne voient rien autour. Sans grand effort, pourtant, ils constateraient qu'ils admirent surtout le produit de leur imagination irréfléchie, bridée, de surcroît, par un inconscient parti-pris. S'ils comparaient simplement la larve du Dytique à l'adulte qui naîtra d'elle, et à d'autres larves équipées comme elle, mais vivant de tout autre manière, peut-être, comprendraient-ils. Le Dytique adulte vit dans l'eau, comme sa larve. Comme elle, il capture les proies et les mange sous l'eau. Or, il ne possède aucun des « avantages » supposés de la larve : son armure buccale appartient au type broyeur ; quand il capture et broie, sa bouche s'ouvre librement à l'extérieur et ses aliments s'imprègnent d'eau. Pourtant, il ne s'infecte pas plus que ne s'infecte sa larve. Attendons-nous qu'on lui attribue une immunité compensatrice : nous n'en sommes pas à une affirmation près ; mais la démonstration ne l'accompagne pas.

Celle-ci se fait d'autant plus attendre que l'armure maxillo-mandibulaire n'appartient pas en propre à des larves aquatiques. Elle caractérise aussi des larves de Planipennes (Fourmilion, Chrysope, Osmyle, etc.). Celles-ci mènent un genre de vie très différent, pour lequel la conformation des pièces buccales ne procure, sûrement, aucun avantage. Capturant leurs proies à l'air libre, elles ne courent pas le risque que l'on attribue aux larves de Dytiques. Avancera-t-on qu'elles évitent les impuretés de l'air ?

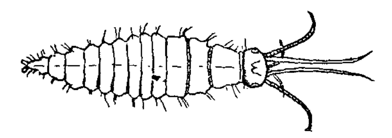


Fig. 31. — Larve de Chrysope.

Il y a mieux. Tandis que les crochets des larves de Dytiques, de Fourmilion et de Chrysope convergent et font office de pinces (Fig. 31), ceux des larves d'Osmyle divergent (Fig. 32) : incapables de saisir, ces larves en

sont réduites à enfoncer leur armure dans des substances molles : les difficultés, pour elles sont à leur comble.

Faudra-t-il alors considérer comme un avantage pour les larves de Planipennes le processus de digestion externe ? Il ne leur est pas spécial. Les Araignées le pratiquent. Nombre d'entre elles vident directement leurs proies, sans toucher au tégument, par une succion prolongée et continue et laissent sur place un cadavre non déformé de Mouche, d'Abeille ou de tout autre Insecte. Nul doute qu'elles n'injectent un liquide qui digère les tissus. Elles l'injectent, en tout cas, sans dispositif comparable aux crochets maxillo-mandibulaires. D'autres Araignées, les Epéires notamment, arrosent leurs proies de suc intestinal qui se répand sur les téguments. En même temps elles broient, de sorte que le suc se mêle aux tissus malaxés ; ceux-ci se liquéfient et l'Araignée aspire lentement, ne laissant, en fin de compte, qu'un résidu noirâtre, informe et parfaitement sec. Le procédé ne présente aucune supériorité notable.


Fig. 32. — Larve d'Osmyle.

Même, en certains cas, il n'est pas sans inconvénients. Les larves d'Hydrophiles digèrent leurs proies à la façon des Epéires. Mais, loin d'en tirer bénéfice, elles en éprouvent une gêne évidente. Vivant dans l'eau et munies d'une armure du type broyeur, elles sécrètent leur suc dès que la mastication commence. Si elles demeurent dans l'eau, le suc se répand autour d'elles, sans profit. Ces larves ne s'alimentent donc que si, après capture, elles émergent, broient et sécrètent hors de l'eau. Une manœuvre compliquée s'ensuit, dont on ne sait si elle est constante. De toutes façons, ces larves mènent une existence comparable à celle des larves de Dytiques, et l'on soutiendrait difficilement que leur procédé de diges-

tion soit une « adaptation » à ce mode d'existence. Ce ne peut être qu'une disposition quelconque, voire fâcheuse à ce point de vue : non seulement elle n'offre aucun avantage, mais elle risque d'entraîner d'incontestables dommages.

Ainsi en est-il, on s'en rend compte, de tous les types d'armure qui ne sont, relativement au type broyeur et à la digestion interne, que des dispositions restrictives.

L'armure buccale des Vertébrés donne lieu, de la part des morphologistes, à des considérations tout à fait parallèles. L'armure que constituent les dents se modifierait, elle aussi, en fonction du régime alimentaire. L'examiner en détail nous mènerait un peu loin ; il suffit, d'ailleurs, de mettre en relief quelques faits précis.

Pour les Mammifères, la denture des Primates et des Carnassiers correspond au type broyeur des Insectes, en ce sens que, composée de dents coupantes et de dents broyeuses, elle convient à tous les régimes alimentaires. Qu'apporte avec elle une modification quelconque, sinon des difficultés ?

Voici les Rongeurs. Outre des molaires, ils ne possèdent, à chaque mâchoire, que deux incisives, toujours très longues, et recourbées en arc de cercle d'avant en arrière. Les canines manquent. De plus, l'amplitude de l'écartement des mâchoires n'est pas très étendue. Ces animaux sont donc obligés de gratter les aliments avec les incisives, ne détachant, à chaque coup de dent, que de minuscules parcelles. Ce type de denture correspond-il à un régime spécial ? En dépit des assertions que l'on trouve dans les manuels, les Rongeurs n'ont pas de régime spécial. Beaucoup sont phytophages ; d'autres sont polyphages. De toutes façons, « ronger » au lieu de « broyer » n'a rien à faire avec la substance attaquée. La conformation des mâchoires et la composition de la denture n'apporte avec elle qu'une limitation de moyens.

A cet égard, la denture des Edentés met en saisissant relief tout ce que renferme de singulier la thèse d'une adaptation au régime alimentaire. Parmi les Edentés, les uns n'ont que des molaires, les autres sont entièrement dépourvus de dents. Evidemment, ils se nourrissent ; mais ils se nourrissent comme ils peuvent ou disparaissent. Pour le Fourmilier et le Pangolin, notamment, les difficultés sont grandes. Leur museau est très allongé, leur bouche extrêmement étroite, sans aucune dent, leur langue grêle. Dans ces conditions, capturer et déchiqueter une proie ou mâcher une plante est rigoureusement impossible. Ces Edentés ne s'alimentent qu'en se « spécialisant », en happant, avec leur langue de très petites proies, des substances liquides ou semi-liquides, Sans doute parviennent-ils à vivre ; ils y parviennent. en dépit d'une grave infirmité, et qui montre toute la portée de la notion de « spécialisation ». Les Edentés seraient, disent les auteurs, des Mammifères dégradés : cela signifierait-il que, pour eux, l'adaptation morphologique est une déchéance ? Encore faudrait-il expliquer comment l' « adaptation » aurait pu s'effectuer, en vertu de quel régime, de quelle nécessité vitale, les dents ont disparu, tandis que le museau s'effilait. On l'explique d'autant moins que l'Oryctérope, autre Edenté à conformation buccale très comparable, possède un certain nombre de molaires.

Mais alors que, pour les Edentés, les naturalistes invoquent une dégradation, ils mettent en valeur l'adaptation des Cétacés cétodontes (Baleine). Ces Mammifères, pourtant, ne sont eux aussi que des infirmes. Leur bouche, largement fendue, est entièrement privée de dents ; en revanche, de la mâchoire supérieure et de la voûte palatine naissent des lames cornées, les fanons, disposées en deux rangées parallèles, très serrées, qui obturent l'orifice buccal ; du moins elles forment un crible à travers lequel ne passent que des proies minuscules : on mesure aisément le nombre considérable qu'une Baleine en doit absorber

pour constituer, chaque jour, une ration d'entretien. Cette étrange armure n'en serait pas moins remarquable. Avec les proies, en effet, le Cétacé avale une très grande quantité d'eau ; justement, le crible permettrait à cette eau de s'écouler au dehors, tandis qu'il retiendrait l'aliment.

Le mécanisme, il faut le dire, ne paraît pas très évident. Ce qui passe dans un sens, avec l'eau, ne repasserait-il pas avec elle en sens inverse ? Ou serions-nous en présence d'une sorte de complication compensatrice, d'un subterfuge palliant les inconvénients de l'absence des dents ; à moins que l'existence de fanons ne soit la conséquence d'un régime alimentaire exclusif. Mais alors, l'essentiel serait précisément de savoir si ce régime répond à quelque nécessité vitale ou si, au contraire, ce ne sont pas les fanons qui imposent ce régime, tout comme la conformation de la bouche et l'absence de dents imposent un régime au Fourmilier, et la trompe au Papillon. Cette seconde interprétation paraît la plus probable : les Cétacés cétodontes vivent, en dépit d'une armure buccale qui fait obstacle à leur alimentation (1).

Une armure différente serait, tout de même, plus favorable. Telle, notamment, celle des Cétacés denticètes (Dauphin, Globicéphale, Orque, Marsouin, etc.). Leur bouche renferme une vraie denture, plus ou moins compliquée suivant les espèces, mais qui permet une alimentation normale. Seraient-ils moins bien adaptés que les Baleines ? Ils ne le sont pas tous de la même manière, bien qu'ils aient tous le même régime : ils se nourrissent de Poissons. Le Cachalot ne possède pas de dents au maxillaire supérieur, au contraire des autres Denticètes. Les dents des Dauphins sont nombreuses ; les supérieures et les inférieures s'intercalent, quand la

(1) Vaut-il la peine de relever l'argument que les Cétacés cétodontes auraient un pharynx étroit exigeant de petites proies ? Tous les animaux ont un pharynx étroit relativement aux dimensions de leurs proies. Mais ils les broient et déglutissent les morceaux.

bouche se ferme, à la manière d'une herse ; cette disposition, au dire des auteurs, permettrait à l'animal de retenir ses captures ; serait-elle donc adaptative ? Pourtant, le Cachalot ne lâche pas ses proies : l'absence de dents supérieures serait-elle donc adaptative ? Et le Beluga, muni de fortes dents, haut et bas, non disposées en herse, retient aussi ses proies : sa denture serait-elle également adaptative ? Or, ces formules dentaires si diverses s'accordent avec le même régime alimentaire : comment prétendre qu'elles dépendent, au même titre, de ce régime ?

En outre, quand ils broient et déglutissent une proie, les Denticètes avalent une quantité d'eau appréciable et n'ont pas les moyens de la restituer ; ils vivent, pourtant, et se multiplient au moins aussi bien, peut-être mieux que les Cétodontes. Les uns et les autres, en tout cas, montrent que les prétendues spécialisations de l'armure buccale ne sont que des conformations quelconques, parfois gênantes, parfois aux confins du pire, créant un véritable danger.

S'agit-il d'exceptions ? toutes les dentures des Mammifères, celles des Poissons, Reptiles et Batraciens montrent des faits très analogues, moins frappants peut-être, mais qui prouvent, avec la même évidence, que denture et régime alimentaire ne concordent en aucune manière. Rien ne montre mieux cette absence de relations que la denture dite « omnivore ». C'est, notamment, celle des Porcins. Ce qualificatif d' « omnivore » n'est-il pas une remarquable trouvaille suggérée par le postulat de l'adaptation morphologique ? et ne renferme-t-il pas la condamnation du postulat ? Puisque, par définition, pareille denture suffit à tout, qu'elle n'exclut aucun régime, qu'elle est également capable de broyer la chair que de triturer les plantes, n'est-elle pas l'adaptation la meilleure ? Comment, dès lors, des « spécialisations » se seraient-elles établies, restreignant les possibilités de

chacun ? Les conditions mêmes qui les pouvaient déterminer font défaut.

5. — *Vision et morphologie.*

Le postulat morphologique intervient, on n'en doute pas, en toutes circonstances. C'est de lui que dérivent les interprétations relatives à la vision.

Les cellules visuelles de la rétine des Vertébrés se présentent, on le sait, sous deux formes, cônes et bâtonnets, que l'on a considérées longtemps comme exclusives l'une de l'autre. Rapprochée de quelques observations hâtives, l'opposition entre les deux formes a suggéré l'idée que les cônes étaient adaptés à la vision en pleine lumière, les bâtonnets à la vision en basse lumière. Cette hypothèse repose sur un petit nombre de faits, publiés par Schultze en 1866. Dans la rétine de certains animaux nocturnes, tels que les Chauves-Souris, les Hérissons, les Hiboux, les Geckos, les bâtonnets prédomineraient ; ce seraient, au contraire, les cônes dans celle de quelques diurnes (Oiseaux, Caméléons, Lézards). Depuis la publication de Schultze, l'hypothèse a pris figure de fait acquis et les auteurs décrivent les rétines en s'appuyant sur elle.

A la vérité, la structure de certaines rétines paraît s'accorder avec cette conception dualiste ; mais la structure d'un grand nombre d'autres est en opposition très nette avec elle. C'est ainsi que la rétine du Myliobate, Sélacien qui vit en profondeur, enfoui dans le sable, renferme de nombreux cônes volumineux qui alternent avec des faisceaux de quelques bâtonnets longs et minces. En revanche, la rétine des Sélaciens de surface, tels que les Emissoles et les Acanthies qui nagent souvent le museau hors de l'eau, ne renferme que des bâtonnets. L'examen approfondi de la rétine d'un très grand nombre d'espèces, mené en tenant

soigneusement compte du comportement, apporte des résultats décisifs. Dans une série de travaux, M.-L. Verrier (1) montre qu'il n'existe pas d'opposition véritable entre cônes et bâtonnets. En comparant des rétines d'animaux différents, ou les diverses régions d'une même rétine, celle de l'Homme y compris, on constate que les deux types de cellules visuelles passent insensiblement de l'un à l'autre. De plus, dans certaines rétines existent des cellules visuelles *qui ne sont ni cônes ni bâtonnets.* La prétendue relation avec l'intensité de la lumière ne correspond donc pas aux faits.

Il y a plus. Considérées en elles-mêmes, les cellules visuelles ne sont pas tout. Si elles ne sont pas spécialement adaptées à l'intensité de la lumière où vit l'animal, l'œil dans son ensemble, ne le serait-il pas à la perception nette des images ?

En dépit de sa structure anatomique très compliquée, toutes les parties qui le composent passent pour être agencées de façon à donner le meilleur rendement. Tel serait, par exemple, l'œil de la plupart des Oiseaux, celui des Primates, l'Homme y compris. Sa rétine est d'une grande sensibilité, surtout en son centre, où, déprimée en une étroite fossette — la fovea — ses cellules, fines et serrées, sont au foyer même du cristallin, de l'appareil dioptrique dans son ensemble. A ce *niveau, la « sensibilité »* de la rétine, c'est-à-dire son acuité visuelle et son pouvoir séparateur tiennent surtout aux relations des cellules visuelles avec les éléments sous-jacents — les cellules ganglionnaires — qui, directement ou indirectement, aboutissent aux centres cérébraux. Les cellules visuelles de la fovea sont, en quelque mesure, fonctionnellement isolées les unes des autres, en ce sens que leur rapport avec les cellules

(1) On trouvera un exposé complet de ces questions dans les deux ouvrages de Mlle Verrier : *Les Yeux et la Vision.* Paris, Alcan, 1938 et *Biologie de la vision.* Paris, Armand Colin, 1942.

ganglionnaires se rapproche de l'unité. Les images projetées sur la fovea n'empiètent pas, ou empiètent peu les unes sur les autres. Effectivement, les yeux des Oiseaux et des Primates, munis d'une fovea exactement au foyer d'un appareil dioptrique capable d'accommoder rapidement, distinguent de menus détails, et les distinguent de loin.

Dira-t-on que ces yeux sont adaptés à la vision nette des objets ? Le processus d'adaptation n'intervient pas plus ici qu'il n'intervient pour le vol ou la marche. La structure de l'œil étant donnée, telles conséquences en découlent. Ces conséquences donnent à l'Homme — et sans doute aussi aux autres Primates et aux Oiseaux — une certaine représentation du monde. Nous considérons ce résultat comme excellent ; mais il ne provient sûrement pas des efforts que nous aurions faits pour voir de loin et distinguer de fins détails.

Du reste, et en dépit de sa « perfection », cet œil n'est pas sans défauts. La corrélation des parties est très souvent insuffisante. La rétine, par exemple, n'est pas toujours « au point » : l'œil est trop long ou trop court ; les courbures de la cornée sont rarement d'une perfection géométrique, et ces « aberrations de sphéricité » dévient les rayons lumineux, projetant sur la rétine des images déformées.

Ces corrélations déficientes sont surtout marquées chez les autres animaux. L'acuité visuelle de la plupart des Carnassiers et leur pouvoir séparateur sont assez médiocres. Ils n'ont pas de fovea, tout au plus une *area*, zone non excavée en fossette où le rapport des cellules visuelles aux cellules ganglionnaires est moins éloigné de l'unité que dans le reste de la rétine. Ces Carnassiers aperçoivent sûrement le contour des objets, ils en distinguent mal les détails. Les Ongulés y voient moins bien encore.

Quant aux Rongeurs, un grand nombre d'entre eux du moins, leur vision est si vague qu'elle est quasiment

inutilisable ; ils ne l'utilisent pour ainsi dire pas. Les Souris sans rétine, telles que celles que Keeler a décrites (1), se comportent tout à fait comme des Souris dont les yeux sont normaux : un observateur non prévenu ne distingue pas les unes des autres.

A part quelques Poissons munis d'une fovea, la plupart d'entre eux, en raison d'un cristallin sphérique indéformable, dont l'indice de réfraction est voisin de celui de l'eau, n'y voient que confusément. De même en est-il des Reptiles, et surtout des Batraciens, chez aucun desquels on n'a signalé de fovea ni d'area.

Il faut ajouter que la forme de la pupille intervient : suivant qu'elle est ronde ou linéaire, elle ne conduit pas les faisceaux lumineux de la même manière.

Ce n'est pas qu'il faille incriminer la sensibilité de la rétine à la lumière, ni la transparence de l'appareil dioptrique. Pris un à un, les divers tissus constitutifs de l'œil sont des tissus sains et normaux ; c'est leur agencement réciproque qui intervient et fait, de ce « merveilleux organe », un appareil médiocre.

D'ailleurs, il y a pire : certains yeux paraissent inutilisables, du moins fort peu utilisables. Témoin, l'œil de Musaraigne décrit par M.-L. Verrier (2). La rétine de cet Insectivore présente une disposition inverse de celle qui favorise la vision : un repli en doigt de gant fait hernie dans la cavité de l'humeur vitrée ; par suite, les cellules visuelles situées au fond du repli sont infiniment plus nombreuses que les cellules ganglionnaires auxquelles elles transmettent l'excitation ; et celles du sommet sont sensiblement en avant du foyer de la lentille. Pouvoir séparateur et acuité visuelle sont donc quasiment nuls (Fig. 33).

(1) C. E. Keeler, Rodlessretina and ophtalmic incitation in the house-mouse, *Mus. musculus. Journ. exp. zool.*, 1927.

(2) M.-L. Verrier, Les variations morphologiques de la rétine et leurs conséquences physiologiques. A propos de la rétine d'une Musaraigne (*Crocidura mimula*). *Ann. Sc. nat.*, 1935.

Mieux encore. Pol Gérard et Rochon-Duvigneaud (1) ont décrit une rétine de Mégachéiroptère, plissée sur sa surface entière et de telle sorte que, quelle que soit

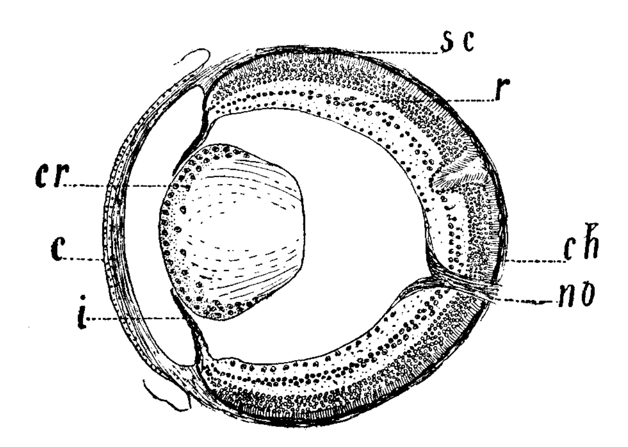


Fig. 33. — Œil de la Musaraigne *Crocidura mimula*. *c*, cornée ; *ch*, choroïde ; *cr*, cristallin ; *r*, rétine ; *sc*, sclérotique. (d'après M.-L. Verrier).

l'accommodation, toute « mise au point » est impossible (Fig. 34). La vision ne peut être qu'un brouillard : cet œil est pratiquement inutilisable et l'on chercherait en vain comment et à quoi il est « adapté ».

Il ne suffit pas de considérer un œil isolément. Tous les Vertébrés ont deux yeux ; et cette dualité donne lieu à des considérations d'un autre ordre : la fixation binoculaire permettrait la vision du relief ; en outre, cette vision serait liée à la disposition relative des deux nerfs optiques. On sait que celui de gauche va à l'œil

(1) Pol Gérard et Rochon-Duvigneaud, L'œil et la vision des Mégachéiroptères. *Archives de Biologie*, t. 11, 1930.

droit et celui de droite à l'œil gauche. Toutefois, cet entrecroisement — chiasma — n'est pas complet chez tous les animaux ; chaque nerf enverrait des fibres directes à l'œil du même côté. Au sujet du chiasma, j'ai précédemment indiqué (1) que « le système nerveux est un lacis inextricable de cellules et de fibres et que ce lacis forme un ensemble indivisible... Que le chiasma optique soit ou non une décussation complète, la dépendance réciproque des rétines n'en serait pas moins assurée par les relations qui existent entre les fibres centrales ». Je n'ai pas à revenir sur cette opinion ; et d'autant moins que les expériences récentes de M. F. Canella (2) lui apportent une éclatante confirmation : avec ou sans chiasma, la vision binoculaire n'a d'autre effet que d'agrandir le champ visuel total ; chaque œil pour son compte donne l'impression du relief.

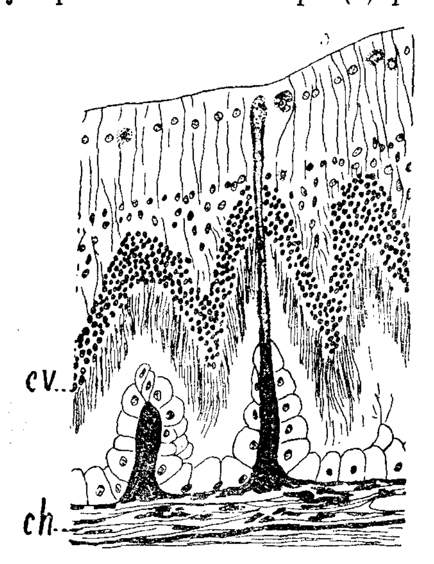


Fig. 34. — Rétine de Mégachéiroptère. *ch.* choroïde ; *c.v.* cellules visuelles (d'après Pol Gérard et Rochon-Duvigneaud).

Les expériences consistent à éborgner, soit par énucléation, soit par oblitération. Elle ont porté sur 7 es-

(1) *L'Adaptation et l'évolution*, p. 204.
(2) M. F. Canella, Les problèmes du chiasma et la vision binoculaire. *J. de Psychol.*, 1936.

pèces de Poissons, 3 de Batraciens, sur le Lézard des murailles et le Caméléon, sur 6 espèces d'Oiseaux, sur des Souris et de jeunes Chats. Les résultats concordent dans tous les cas. Placés dans des conditions diverses faisant intervenir le relief, tous les borgnes se sont comportés très sensiblement comme les animaux normaux. Notamment les Poussins et le Caméléon sont fort démonstratifs. Les premiers regardent habituellement de face ; ils capturent les Mouches avec beaucoup d'agilité et d'adresse. Quant au Caméléon, il lance son coup de langue dans la direction d'un Asticot, d'une Mouche ou d'un Ver de farine, comme s'il évaluait la distance avec une étonnante précision. La vision binoculaire n'y ajoute vraiment rien.

La question se présente sous un autre aspect pour les Rapaces diurnes. La rétine de ces Oiseaux, en effet, possède deux foveae, la normale qui est au centre, et une surnuméraire, latérale et en dehors. L'existence de cette double fovea a provoqué des interprétations de la part de Delage et de celle de Portier. Ni l'un ni l'autre ne s'appuient sur la moindre recherche, et je n'y insiste pas. De son côté, A. Rochon-Duvigneaud pense que, les lignes visuelles des deux foveae latérales convergeant « sur la ligne médiane, un peu en avant du bec, un objet vu dans cette direction est vu binoculairement (1) ». L'assertion repose uniquement sur la construction d'un schéma qui place les deux foveae centrales et les deux latérales sur le même plan horizontal. Mais les constatations expérimentales de M.-L. Verrier (2) ne concordent pas avec ce schéma. « Il n'existe, en réalité, aucun plan *horizontal* de la tête de l'Oiseau qui passe par les deux foveae d'un même œil ; et la distance qui sépare ces deux foveae est inférieure, de

(1) A. Rochon-Duvigneaud, *Traité d'Ophtalmologie*, t. 5, p. 769, Paris, 1939.

(2) M. L. Verrier, Vision du relief et vision binoculaire, à propos de la double fovea des Oiseaux rapaces diurnes. *Bull. Biol.*, 1940.

moitié environ, à celle qu'indique le schéma. De plus, pour des yeux aussi latéraux que ceux des Oiseaux, seule la périphérie de la rétine participe à la vision binoculaire. Des mesures faites sur des Crécerelles donnent, à cet égard, des résultats décisifs ».

Ainsi, les Rapaces diurnes, si remarquables par leur acuité visuelle et leur appréciation des distances, appartiennent à la vision monoculaire ; la fovea centrale joue le rôle principal. Rien ne prouve que la fovea latérale apporte une précision plus grande. Elle n'est pas, en tout cas, une adaptation spéciale à l'appréciation des distances.

La vision des Invertébrés donne lieu, à tous égards, à des constatations exactement parallèles. Sans passer en revue les différents groupes, il nous suffira d'indiquer les faits essentiels mis en évidence, au cours de ces dernières années par M.-L. Verrier chez les Arthropodes, Insectes et Crustacés tout spécialement.

Les yeux de ces animaux se composent d'une série d'éléments, les ommatidies, tous semblables entre eux, groupés les uns à côté des autres en nombre variable. Chaque ommatidie comprend une *rétinule* formée de cellules réunies autour d'un axe plus ou moins épais, le *rhabdome.* Au-dessus de la rétinule est un *cône-cristallin* flanqué de cellules ; et encore au-dessus, tout à la surface, une *cornéule.* Entourant cet ensemble, des cellules pigmentaires, diversement développées.

Les rapports de ces éléments, rétinule, cône-cristallin, cellules pigmentaires, ainsi que le degré de développement du rhabdome, varient suivant les espèces. C'est sur ces rapports que repose l'interprétation de la vision des Insectes et des Crustacés. L'interprétation est calquée sur celle de la rétine des Vertébrés. Selon que la rétinule, entourée par des cellules pigmentaires, est proche ou éloignée du cône cristallin, la vision passe pour diurne ou nocturne. Faut-il dire que, le plus sou-

vent, le comportement des animaux est déduit de la structure de leurs yeux ?

Seulement, quand on procède correctement, quand on s'enquiert du comportement avant de conclure, on constate, sans surprise, que les yeux les plus « nocturnes » appartiennent à des animaux vivant en pleine lumière, et réciproquement. Suivant toute probabilité, aux différences de structure correspondent des différences de vision ; mais ces différences ne sont pas celles que dicte le dogme de l'adaptation morphologique.

Des différences existent aussi dans la manière dont sont groupées les ommatidies. Et, comme il fallait s'y attendre, le mode de groupement suggère des interprétations sur les particularités de la vision. Voici trois faits, très significatifs.

Les yeux de la Squille, Crustacé stomatopode, ont la forme d'un cylindre coiffé, à ses deux extrémités, par une calotte sphérique ; un étranglement circulaire transversal déprime le cylindre en son milieu ; sa section rappelle celle d'un biscuit. Cette disposition suggère l'idée, émise par Exner et rapportée par Ovio (1), que ces yeux donnent probablement, des objets, une image agrandie suivant l'une de leurs dimensions. Par exemple, les filaments végétaux placés dans la direction de l'axe du cylindre apparaîtraient fort grossis. L'animal en tirerait avantage pour le choix et la préhension des aliments. En outre, grâce à l'étranglement médian, deux images du même objet viendraient se former dans l'œil ; et il en résulterait, jusqu'à un certain point, les avantages de la vision binoculaire.

M.-L. Verrier, qui a étudié ces yeux (2), fait remarquer que les ommatidies ne recouvrent pas toute la

(1) Ovio, *Anatomie et physiologie de l'œil dahs la série animale.* Trad. Déjean. Paris, Alcan, 1927.

(2) M.-L. Verrier, Remarques sur l'œil de la Squille (*Squilla mantis*). *Bull. Soc. ent. fr.*, 1941.

surface du cylindre ; elles en occupent les parties supérieures et supéro-latérales. Par suite, la zone visuelle de chaque œil affecte des contours comparables à ceux de l'œil de nombreux Insectes. En outre, la forme et les dimensions des parties réfringentes diffèrent d'une zone à l'autre du cylindre ; zone centrale et zone latérale ne donnent sans doute pas les mêmes images.

Quant à l'étranglement médian, il n'est qu'une dépression légère, au niveau de laquelle les ommatidies sont sensiblement obliques par rapport à la basale. En définitive, rien n'autorise à admettre la vision binoculaire pour le même œil. Les auteurs en sont donc pour leurs frais d'imagination. La forme de l'œil de la Squille ne correspond pas à un genre de vie spécial. Le Crustacé, du reste, se comporte comme se comportent nombre d'autres Crustacés de pleine eau, pourvus d'yeux en calotte sphérique portée sur un pédoncule ou directement fixée sur l'extrémité antérieure du céphalothorax.

L'interprétation relative aux yeux de Mante n'est pas plus heureuse. Rapportant l'opinion courante, Lameere écrit (1) : « La structure intime de ces yeux est très perfectionnée ; les cônes-cristallins et les rétinules du milieu de l'œil sont plus longs et moins divergents que ceux de la périphérie, ce qui différencie l'œil en une zone centrale à vision nette des objets, de la proie capturée par exemple, et en une zone marginale, à vision plus lointaine, des mouvements des proies convoitées ; on constate, en outre que les yeux, brunâtres ou verdâtres pendant le jour, deviennent pourprés au crépuscule, par refoulement du pigment des cellules entourant les ommatidies au fond de l'œil, adaptation à l'utilisation d'une lumière moins intense. »

En réalité, les yeux des Mantes sont construits comme tous les yeux normaux d'Arthropodes ; et les mouve-

(1) A. Lameere, *Précis de Zoologie*, t. 4, p. 301, Bruxelles, 1935.

ments du pigment sont ceux que l'on observe partout. De plus, les Mantes sont des Insectes de pleine lumière ; leur activité diminue et cesse quand le jour baisse. Leur manière de vivre n'implique aucune adaptation spéciale : celle-ci n'existe que dans l'imagination de naturalistes obsédés par le besoin d'accorder toute conformation avec le comportement.

L'interprétation des yeux des Gyrins, des Ephémères, de la Mouche de Saint-Marc, etc. est plus représentative encore de cette tournure d'esprit.

Les Gyrins sont ces Coléoptères qui tournoient à la surface de l'eau, en plein soleil. Leurs ommatidies sont séparées en deux groupes superposés (Fig. 35). Sans s'être livrés à la moindre recherche précise, les naturalistes affirment que le groupe inférieur est adapté à la vision dans l'eau et le groupe supérieur à la vision hors de l'eau. Les Gyrins seraient ainsi remarquablement adaptés à la nage en surface. Naturellement, à cette adaptation correspondrait une différence de structure des ommatidies : les auteurs l'affirment, comme s'ils l'avaient observée.

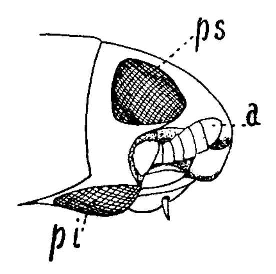


Fig. 35. — *L'œil dédoublé du Gyrin. a*, antenne ; *p.s.* portion supérieure de l'œil ; *p.i.* portion inférieure (d'après Imms).

Mais tout cela n'est que l'application pure et simple du même postulat. Le raisonnement n'est pas compliqué : les Gyrins nagent en surface, leurs yeux sont en deux parties, nul doute que chacune des parties ait un rôle distinct ; elles ont donc un rôle distinct. Seulement, quand on y regarde de près (1), on constate que les ommatidies des deux groupes sont exactement semblables ; que les différences prétendues dans

(1) M. L. Verrier, Remarques sur l'œil du Gyrin, *Gyrinus urinator*. *Bull. Soc. ent. fr.*, 1939.

la forme de chacun d'eux n'existent pas : une fois de plus le fonctionnement a été déduit d'une apparence morphologique non étudiée.

Les yeux des mâles de certaines Ephémères ont mis en jeu le même processus mental. Leurs ommatidies se répartissent, elles aussi, en deux groupes, l'un au-dessus de l'autre. Le groupe supérieur, le plus important, fait au-dessus de la tête un volumineux bourrelet, que Réaumur comparaît à un turban (Fig. 36). Comme les Ephémères sont des Insectes aériens, l'explication fournie pour les Gyrins ne convenait pas. Il en fallait une autre pour ramener cette disposition à une « adaptation ». Sans s'attarder à la moindre recherche sur le rôle respectif de ces deux groupes d'ommatidies, tous les auteurs affirment que le « turban » est une adaptation à la vision nocturne, le groupe normal des ommatidies étant adapté à la vision diurne. Cette explication fantaisiste devient tout à fait divertissante en présence de l'examen histologique de ces yeux, pratiqué récemment par M.-L. Verrier (1). Ces yeux énormes sont, en réalité, des yeux régressifs. La comparaison des ommatidies qui les composent aux ommatidies des yeux normaux du même animal fait ressortir une différence de dimension du simple au triple, quant à la

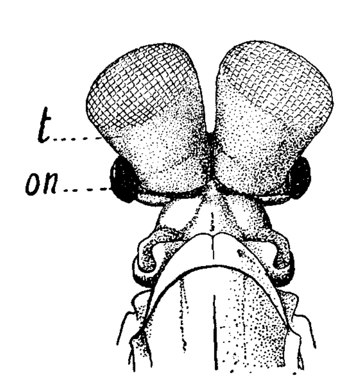


FIG. 36. — Œil en turban d'Ephémère mâle (*Cloëon*). *t*, « turban », *on* œil normal (originale).

(1) M. L. VERRIER, Recherches sur les yeux et la vision des Arthropodes. I. Hypertrophies et régressions oculaires. *Bull. Biol.*, 1940,

longueur des ommatidies chez *Cloëon dipterum* ; mais la rétinule des ommatidies du « turban » est extrêmement réduite, un grand intervalle la sépare du rhabdome (Fig. 37). Celui-ci est entouré par une mince couche de protoplasme, résidu des cellules de la rétinule. De la structure de ces ommatidies hypertrophiées, deux conséquences découlent : la position de la rétinule

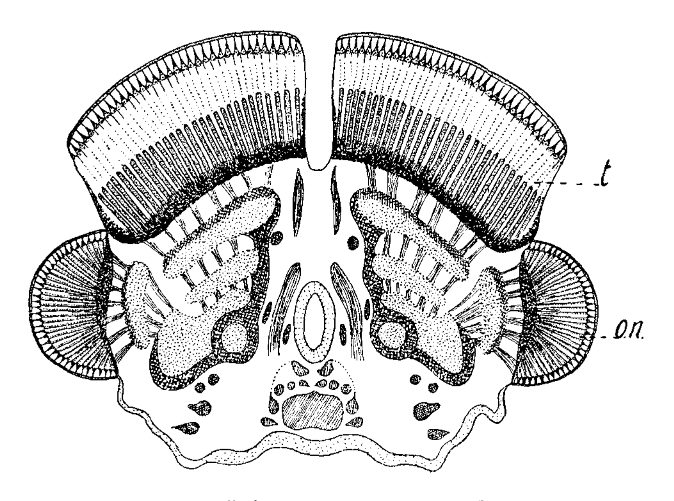


Fig. 37. — Coupe de l'œil en turban, montrant la dégénérescence d'une partie des ommatidies : *t*, « turban » ; *on*, œil normal.

relativement au cône-critallin est celle des yeux du type diurne comme dans les yeux normaux ; mais il ne reste de la rétinule qu'un très petit nombre d'éléments.

Chez *Potamanthus luteus* mâle, les yeux forment une seule masse qu'un léger sillon sépare en une partie médiane et deux latérales. Celles-ci correspondent aux deux tiers de l'œil ; les ommatidies qui les composent sont normales ; leur rétinule vient au contact du cône-cristallin, ce qui correspond au type diurne. Les omma-

tidies de la zone médiane sont à peine plus longues ; mais la rétinule, très sensiblement réduite, est séparée du cône-cristallin par une substance finement granuleuse qui occupe le tiers, environ, de la hauteur de l'ommatidie et correspond à une zone de dégénérescence. On n'aperçoit guère comment ce processus destructif s'accorderait avec une quelconque manière de vivre. Il convient d'ajouter que les mâles de bien d'autres espèces d'Ephémères sont dépourvus de ces yeux hypertrophiés et mènent, cependant, le même genre de vie. Au surplus, ces yeux « dédoublés » ne sont pas exceptionnels. Il en existe chez divers Coléoptères et chez des Diptères, notamment chez le mâle de la Mouche de Saint-Marc (*Bibio marci*), si commune au printemps. Pour cette dernière, l'œil supérieur serait l'œil normal l'œil inférieur permettrait de mieux voir la femelle (1). Or, l'examen histologique révèle un processus dégénératif de la portion supérieure, la plus volumineuse.

Il y a plus et mieux. Le processus de réduction des ommatidies est, ce semble, assez répandu. Il frappe les yeux d'un certain nombre de Crustacés décapodes (2). Extérieurement, ces yeux sont d'apparence normale ; souvent ils sont portés sur un pédoncule mobile et animés de mouvements en tous sens. Les coupes histologiques montrent qu'une partie des ommatidies dégénère, laissant à sa place une poche pleine d'un liquide granuleux. La dégénérescence frappe des groupes isolés d'ommatidies ; progressivement, les groupes frappés se multiplient et confluent ; finalement, une importante partie des rétinules disparaît (Fig. 38). La réduction secondaire de l'œil paraît s'accentuer d'une mue à l'autre, à mesure que le Décapode avance en âge. Sa vision, par suite, diminue. Ces animaux, pourtant,

(1) A. Lameere, *op. cit.*
(2) M. L. Verrier, *op. cit.*, 1940.

vivent en pleine lumière et leur genre de vie semblerait impliquer une vision bien développée.

Rien n'est plus significatif, au point de vue qui nous occupe, que cette disparition partielle, et souvent éten-

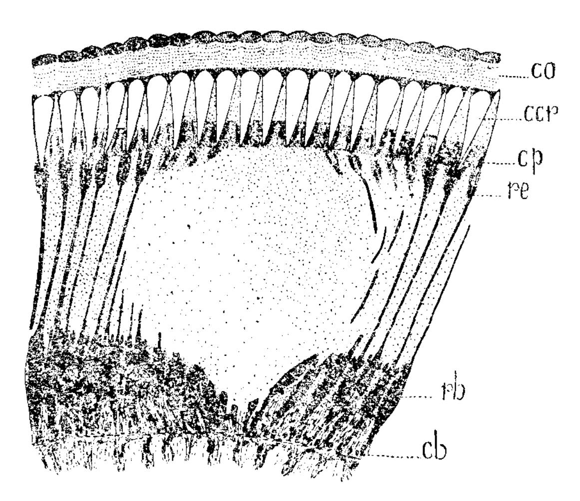


Fig. 38. — Coupe longitudinale d'un œil de *Portunus depurator* montrant la lacune résultant de la dégénérescence d'une partie des ommatidies (d'après M. L. Verrier).

due, de la vision chez des animaux qui ne modifient pas corrélativement leur manière de vivre. Au moyen de quels arguments soutiendrait-on ici une adaptation morphologique aux conditions de l'existence ?

6. — *La morphologie des plantes et leurs conditions d'existence.*

L'ensemble des faits qui précèdent, relatifs aux animaux, dégage et met en relief le processus mental par lequel naissent de fausses concordances entre la forme

et les conditions de vie. Les plantes fournissent des faits tout analogues, et il convient d'en examiner quelques-uns. Avec une confirmation, certains d'entre eux apportent une précision pleine d'intérêt.

Les piquants que portent diverses plantes ont reçu au moins deux interprétations distinctes : moyen de défense contre d'éventuels ennemis ou adaptation limitant l'évaporation de l'eau. Pour ce qui est de la première, nous avons constaté combien est inefficace cette défense supposée. L'étude de la répartition géographique corrobore cette constatation. Leur nombre s'accroît sensiblement à mesure que l'on passe des terrains humides aux terrains secs, des régions humides aux régions sèches et vivement éclairées. Il est peu probable que les « moyens de défense » ne jouent que dans certaines conditions de climat, ou que les « ennemis » soient liés, eux aussi, à ces conditions. Mais, indiquant un rapport entre la sécheresse et l'éclairement d'une part, la production d'épines, d'autre part, la répartition géographique évoque une relation avec les conditions du milieu. Cette relation, Lothelier essaie de la dégager en faisant végéter 8 espèces de plantes habituellement pourvues d'épines dans une atmosphère saturée d'humidité ; un lot des mêmes plantes croît dans les conditions normales. La comparaison des deux lots exprime les résultats : les individus croissant en atmosphère humide perdent leurs piquants, par transformation ou par régression ; les formations ligneuses et le tissu palissadique diminuent ; la structure commence à ressembler à celle des plantes submergées (1).

Quoique significative, l'expérience, ne fournit cependant pas une analyse suffisante du processus. Il fallait une expérience pratiquée avec une précision plus grande. Partant de ses recherches sur la morphoge-

(1) Lothelier, Recherches sur les plantes à piquants. *Rev. gén. Bot.*, 1893.

nèse des végétaux supérieurs, Molliard a pensé que la culture dans des conditions de lumière et d'état hygrométrique constantes, mais sur un milieu glucosé, influencerait le développement des piquants. Et c'est, en effet, ce qui se produit. Végétant sur un milieu qui contient 15 % de glucose, la plante utilisée, l'Ajonc, pousse des feuilles d'un vert intense, mais étroites ; ses rameaux de second ordre sont nettement piquants et portent deux à trois feuilles terminées en pointe aiguë (1). A leur aisselle apparaissent des rameaux de troisième ordre également piquants. En bref, la formation des piquants s'accentue à mesure que la quantité de glucose augmente, celui-ci agit à la manière de la sècheresse ou d'une lumière intense. S'agit-il d'une « réaction de défense » ? La réduction des feuilles et la forme acérée des rameaux restreint, sans doute, l'évaporation ; mais celle-ci est, au préalable, diminuée par la concentration cellulaire : c'est un autre métabolisme qui entre en jeu et qui détermine la forme : cette forme, par elle-même, n'est pas adaptative ; loin de réduire l'évaporation, elle est consécutive à un régime d'échanges qui comporte une faible évaporation.

Le fait est d'autant plus remarquable que la variation morphologique est, ici, strictement individuelle. L'hérédité n'intervenant pas, on admettrait volontiers, en effet, que l'individu en voie de développement s'ajuste aux conditions du milieu. Les plantes, à cet égard, rappellent, de très près, le cas des Polystomes néoténiques (2). Nous avons remarqué que les rapports morphologiques de ces derniers avec les influences extérieures étaient quelconques ; ces rapports ne le sont pas moins en ce qui concerne les plantes. On en donnerait aisément des exemples nombreux. Les plantes

(1) M. Molliard, Influence de la concentration des solutions sucrées sur le développement des piquants chez *Ulex europaeus*. *C. R. Ac. Sc.*, 1907.
(2) Voir p. 96.

qui poussent dans des régions soumises à des vents continus et violents grandissent mal et prennent un aspect buissonneux. En haute montagne, bien des plantes, comparées aux individus de même souche vivant dans la plaine, restent basses et comme dépourvues de tiges. Les expériences de Gaston Bonnier, récemment reprises et précisées par R. Combes et M.-Th. Gertrude, montrent que la nature du sol ni l'altitude en tant que telle ne sont en cause, mais bien la quantité relative de certaines radiations, sans négliger l'opposition, souvent considérable, des températures diurne et nocturne. Cultivées en plaine dans des conditions de température comparables à celles de l'altitude, les plantes végètent de manière analogue : notamment, la glucogénèse augmente et atteint presque le triple, les acides gras diminuent, tandis que les lipides phosphorés augmentent (1).

Ces faits marquent des réactions individuelles. On en voit l'intérêt, du point de vue de l'adaptation. Une fois de plus, ils prouvent que, là même où le milieu extérieur exerce une action très directe, les formes que cette action détermine ne s'ajustent *nullement* à la manière de vivre. Constamment, et dans tous les cas, la forme acquise résulte des échanges de la plante avec son milieu ; l'équilibre de ces échanges s'est donc établi *avant* l'apparition de la forme. Celle-ci n'est donc pas adaptative ; elle est tout aussi quelconque pour les variations individuelles que pour les variations héréditaires. Il fallait s'y attendre, puisque les unes et les autres tirent leur origine des variations du métabolisme.

Les plantes fourniraient facilement d'autres exemples de concordance supposée entre la forme et la manière de vivre.

C'est ainsi que nombre de végétaux parasites d'autres végétaux, la Cuscute, la Clandestine et autres, possèdent

(1) R. COMBES et M.-Th. GERTRUDE, Action du climat alpin sur le métabolisme végétal, *C. R. Acad. Sc.*, t. 208, 1939.

des « suçoirs », productions de la tige ou des racines qui naissent au contact du corps de leur hôte, s'insinuent dans ses tissus et les digèrent. Le mode d'existence de ces plantes donne évidemment à penser que les suçoirs sont des formations spécialement adaptées à la vie parasitaire. Toutefois, le fait qu'ils apparaissent, chez des plantes habituellement parasites, telles que la Cuscute ou la Clandestine, aussi bien au contact de corps inertes, cailloux ou bois mort, qu'à celui de l'hôte, suggère quelques doutes. De son côté, le cas des plantes semi-parasites, pour lesquelles il semble que la vie parasitaire ne soit pas indispensable, augmente les doutes. Les doutes se précisent, quand on sait que les racines de toutes les plantes vasculaires sont capables de sécréter des diastases qui leur permettent de digérer certaines substances organiques.

L'expérience décisive de Molliard apporte une certitude (1). L'expérience consiste à provoquer le développement d'une Phanérogame non parasite sur une autre. De toutes jeunes plantules de Cresson alénois sont introduites dans un petit trou pratiqué au niveau de la jonction de la tige et de la racine (axe hypocotyle) d'un Haricot : le Cresson alénois se développe normalement, tirant sa nourriture de son hôte, et d'une façon assez active pour que celui-ci en soit nettement affecté. La racine du parasite occasionnel s'est frayé un chemin à travers les tissus du Haricot, des radicelles ont poussé ; mais elles restent courtes et se renflent, se comportant, physiologiquement et morphologiquement, comme de véritables suçoirs.

La formation de ces derniers n'est d'ailleurs pas liée à la vie parasitaire ; elle tient au degré de consistance des tissus de l'hôte, à la résistance qu'ils opposent au cheminement des radicelles. C'est ainsi que, planté non plus

(1) M. Molliard, Le *Lepidium sativum* rendu semi-parasite expérimentalement. *C. R. Acad. Sc.*, 1913.

sur l'axe hypocotyle de son hôte, mais au-dessus, le Cresson alénois pousse de telle manière que sa racine gagne rapidement la cavité centrale due à la résorption précoce de la moelle : elle conserve alors ses caractères normaux et donne naissance à des radicelles fines et allongées.

On ne constate donc aucune adaptation morphologique vraie à la vie parasitaire ; les plantes qui se développent aux dépens d'une autre se comportent comme elles se comporteraient dans un milieu quelconque. On ne constate pas davantage d'adaptation fonctionnelle, puisque toute plante possède les moyens de digérer les tissus d'autres espèces. En réalité les plantes parasites obéissent à une autre condition, qui est commune à tous les parasites, et qui est la condition déterminante du parasitisme : elles obéissent à l'attraction qui les entraîne vers une autre plante ou vers un animal. L'attraction provoque le contact ; et, s'accrochant à son hôte, la plante utilise ses moyens habituels.

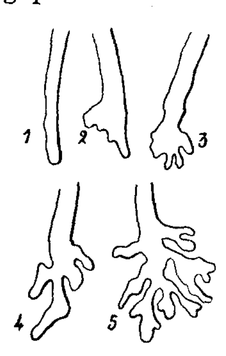


Fig. 39. — Rhizoïde d'hépatique. 1, rhizoïde normal ; 2 et 3, rhizoïdes légèrement étalés au contact d'un corps étranger, dans les conditions naturelles ; 4 et 5, rhizoïdes fixés sur la tige feuillée d'une Mousse (d'après A. Davy de Virville).

Tel est, précisément, le cas des plantes semi-parasites, voire occasionnellement parasites. Tel celui des Hépatiques récemment étudié par A. Davy de Virville (1). Normalement, l'Hépatique se fixe au moyen de cellules allongées, les rhizoïdes, qui cheminent dans le sol. Attirés par une Mousse, ces rhizoïdes se fixent sur les feuilles, s'étalent sur elles, et prennent fortement adhé-

(1) A. Davy de Virville, Recherches sur le parasitisme chez les Muscinées. *Rev. gén. de Bot.*, 1937.

rence, tout en se déformant de diverses façons, mais sans s'insinuer dans la feuille même (Fig. 39 et 40). La déformation des rhizoïdes est étroitement déterminée par la forme des cellules dont ils suivent les contours. De plus, en plongeant des tiges de Mousses portant l'Hépatique dans un liquide coloré, on constate que le liquide passe de l'hôte au parasite.

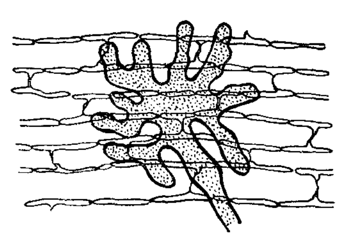


Fig. 40. — Rhizoïde d'hépatique fixé sur les cellules d'une feuille de mousse (d'après Davy de Virville).

Il convient d'insister sur le fait que l'Hépatique en question vit habituellement libre, puisant dans le sol les matériaux alimentaires. Elle est, suivant l'expression, un « parasite facultatif ». Lorsqu'elle devient parasite, les apparences laissent croire qu'elle est étroitement adaptée à ce genre de vie. En réalité, l'aspect morphologique des « suçoirs » dépend de conditions mécaniques immédiates ; et nous venons de voir que toute plante est capable, dans des conditions analogues, d'en acquérir de semblables : leur forme est véritablement quelconque. La remarque, d'ailleurs, s'étend aux plantes habituellement parasites ; leurs « suçoirs » dépendent des mêmes influences de contact. Mirande, en 1901, l'a bien indiqué pour la Cuscute, et Chemin, en 1918, pour la Clandestine. Pour l'une et pour l'autre, les suçoirs se développent de la même manière, tant au contact d'un corps inerte que d'un tissu vivant. La plante parasite ne se distingue vraiment de la plante libre que par l'attraction qui entraîne la première vers un autre organisme. L'étude des animaux parasites nous mènerait aux mêmes conclusions ; j'en ai longuement parlé dans un précédent ouvrage et je ne puis y revenir ici (1). Ce qu'il faut retenir,

(1) *L'Adaptation et l'Evolution*, 1922, p. 259 et sq.

et qui est essentiel, c'est que l'attraction qui amène un organisme vers un autre — ce qui est un mode de réaction constitutionnel — ne répond nullement à une nécessité vitale ; végétaux et animaux capables de vivre libres réagissent ainsi, sans le moindre besoin.

L'exemple est particulièrement remarquable ; il apporte la preuve expérimentale que la forme et les modes de réaction sont quelconques, précisément là où ils paraissent le mieux adaptés. Les végétaux en fournissent bien d'autres.

L'examen des plantes de tourbières est, lui aussi, fort significatif. D'elles, on dit couramment qu'elles sont adaptées aux terrains secs. Evidemment, la tourbe retient l'eau par capillarité et en raison de sa nature colloïdale ; elle ne cèderait de l'eau aux plantes que lorsqu'elle est saturée, lorsque la nappe aquifère profonde constitue une sorte de réserve. Il faut aussi considérer l'acidité caractéristique de l'eau des tourbières, qui lui enlève, au moins en partie, son pouvoir d'hydratation. Ainsi s'expliquerait la structure xérophytique des végétaux qui croissent dans les tourbières. Or, l'examen méthodique (1) montre que parmi les plantes d'une même touffe, évidemment placées dans des conditions très comparables, ayant avec l'eau les mêmes rapports, on trouve des structures qui ne répondent nullement à la vie xérophytique. Cela veut dire que toutes les plantes ne réagissent pas de la même manière. S'il est vrai que la tourbe correspond, en bien des endroits, à un terrain sec, elle correspond aussi à une atmosphère souvent saturée d'humidité. Là encore, l'habitat dicte aux auteurs leur interprétation.

Les bourgeons d'un très grand nombre de plantes commencent à se former, dans les régions tempérées,

(1) M.-L. Verrier, Sur la biologie de quelques plantes des tourbières d'Auvergne. *C. R. Soc. Biol.*, t. 102, 1929.

en fin de saison, et ne se développent qu'au printemps suivant. Autour d'eux se disposent des « écailles » relativement épaisses. L'opinion commune attribue à ces écailles un rôle de protection contre les rigueurs de l'hiver ; elle l'attribue d'autant mieux que ces écailles n'existeraient pas autour des bourgeons des arbres des pays chauds. Elles seraient donc « adaptatives ». La malchance veut que, dans les pays chauds, ces écailles existent chez des arbres à feuillage persistant et manquent à un certain nombre d'arbres à feuillage caduc (1), ceux qui ont une sorte de cycle de la végétation. Et, justement, certains arbres à feuilles caduques des régions tempérées, telle une Viorne (*Viburnum lantana*) en sont dépourvus. Est-il besoin de formuler la conclusion ?

Une Mousse, étudiée par L. Plantefol (2), présente un « caractère qui semble le plus favorable à la conservation de l'eau ». C'est « le développement d'une gaine dont la feuille entoure la tige ». On penserait que les individus qui vivent dans les milieux les plus secs auraient avantage à conserver le plus longtemps l'eau qu'ils reçoivent. Ce sont précisément ceux qui en sont dépourvus.

En revanche, l'espacement des insertions foliaires y est aussi moins grand, caractère favorable à la conservation de l'eau. Mais ce dernier caractère, lui aussi, est quelconque, car en milieu sec, la Mousse grandit moins, et c'est l'absence et non le besoin d'eau qui limite la croissance.

Il est une disposition anatomique des plantes angiospermes qui passe pour spécialement adaptée à la fécondation. Elle va nous montrer, au contraire, comment une complication — une spécialisation — d'appa-

(1) Edm. BORDAGE, A propos de l'hérédité des caractères acquis *op. cit.*

(2) L. PLANTEFOL, Etude biologique de l'*Hypnum triquetrum*. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1924.

rence remarquable dans sa précision, ne répond à aucune nécessité.

On sait que le pistil des Phanérogames angiospermes se compose d'un ovaire prolongé par un bâtonnet, le style, souvent assez long, élargi à son extrémité libre, le *stigmate*. La surface du stigmate est un tissu imprégné d'un suc visqueux, qui pénètre à l'intérieur même du style, jusqu'au niveau des ovules. Ce suc gluant aurait pour rôle de capter les grains de pollen, de provoquer leur germination en un long tube, et de conduire ce tube vers les ovules. La fécondation serait ainsi assurée.

L'ensemble paraît fort bien agencé, et l'on enseigne couramment que la surface stigmatique, le cheminement des grains de pollen tout le long du style sont indispensables à la fécondation. Une belle expérience de Lucien Reychler démontre l'inutilité de ce dispositif (1). L'expérience consiste à couper le stigmate au ras de l'ovaire et à répandre le pollen sur la « surface traumatique ». Cette surface est séchée au moyen d'un papier à filtrer aussitôt après l'ablation et avant la pollinisation. Dans ces conditions, le tube pollinique se forme et pénètre jusqu'aux ovules; la fécondation a lieu.

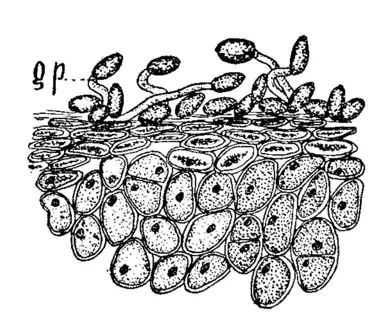


FIG. 41. — Coupe d'un ovaire de *Narcissus poeticus* après ablation du style : *gp*, grains de pollen germant sur la surface mise à nu (d'après Reychler).

Reychler a pratiqué l'expérience sur *Clivia*, *Impatiens sultani*, *Cypripedium sandernae*. Ultérieurement,

(1) Lucien REYCHLER, La fécondation par traumatisme. *Floralia*, 1929, n° 7.

Z. Kamerling (1) l'a reprise et réussie sur *Narcissus poeticus* et sur une « Tulipe Darwin ». En outre, au moyen de coupes microscopiques, Z. Kamerling a constaté la germination des grains de pollen sur la surface traumatique et le cheminement des tubes polliniques vers les ovules (Fig. 41). La fécondation est donc effective ; comme l'avait annoncé Reychler, les ovules se développent, les graines se forment, qui sont des graines fécondes.

Les conditions dans lesquelles se produit la fécondation diffèrent pourtant, en une certaine mesure, des conditions habituelles, et les plantes qui naissent présentent des variations (2).

Tirons de l'expérience tout ce qu'elle contient. Elle indique clairement que le dispositif qui constitue l'ovaire ne dérive certainement pas d'une nécessité vitale. La germination du pollen n'est pas liée à l'existence d'un style ; le pollen n'a nul besoin d'un guide qui le mène vers les ovules : un dispositif beaucoup plus simple donne le même résultat. N'est-ce pas, d'ailleurs, ce dispositif plus simple qui existe chez les Gymnospermes ? Leurs ovules sont à nu, et le pollen tombe directement sur eux. La complication du pistil des Angiospermes n'apporte aucune amélioration aux conditions de l'existence, spécialement aux conditions de la fécondation. Ici encore, du point de vue « adaptation morphologique », nous nous trouvons en présence d'une disposition tout à fait quelconque, susceptible de créer plus de difficultés que de facilités.

Ainsi, de quelque côté que nous la cherchions, l'adaptation morphologique nous échappe, et notamment dans les cas où elle paraît, à tout observateur superficiel, le plus évidente.

(1) Z. Kamerling, *Floralia*, 24 mai 1929.
(2) L'action du traumatisme, modifiant le métabolisme, n'est évidemment pas étrangère à ces variations.

CHAPITRE VI

CONVERGENCES ET COAPTATIONS

S'ajoutant à bien d'autres (1), cette série de faits devrait suffire. Toutefois, à nous en tenir là, nous risquerions une objection, grave en apparence.

D'une part, en effet, des organismes, fort différents quant à leur structure interne, appartenant sans aucun doute à des souches très distinctes, voire très éloignées, affectent une forme extérieure analogue, soit pour l'ensemble du corps, soit pour une partie seulement.

D'autre part, divers organes nés indépendamment, symétriques ou coopérant à la même fonction, s'ajustent l'un à l'autre avec une étonnante précision.

Ces *convergences* et ces *coaptations* ne témoigneraient-elles pas d'un accord étroit entre la forme et la manière de vivre ? Il importe de l'examiner.

I. — *Les Convergences.*

Les phénomènes de convergence fixent, depuis longtemps, l'attention des naturalistes. Tous, quelles que soient leurs tendances, les tiennent pour des manifesta-

(1) Ils s'ajoutent, en particulier, à tous ceux qui sont examinés dans l'*Adaptation et l'Evolution*.

tions d'une concordance entre la morphologie des êtres vivants et leurs conditions d'existence.

A. — *La forme extérieure des animaux.*

Les faits les plus immédiatement frappants touchent à la forme extérieure des animaux, spécialement à celle des Poissons. Les contours lancéolés du corps d'un très grand nombre d'entre eux, la conformation de leurs appendices semblent vraiment adéquats à l'existence en pleine eau.

Regardons-y de près, pourtant. Nous apercevrons bientôt que l'aspect « pisciforme » est plus un schéma qu'une réalité. Certes, la forme de la majorité des Poissons vrais, les Téléostéens, se ramène plus ou moins à celle d'un fuseau. Mais elle est tout de même très variée. Il est des Poissons plats et d'autres sphériques ; il en est de cylindriques et de très allongés. Cette diversité ne correspond à aucun mode d'existence. Peu importe qu'ils vivent en surface ou en profondeur, qu'ils s'enfoncent dans le sable ou nagent en pleine eau : à l'un quelconque de ces modes, nulle forme ne correspond.

En dehors des Téléostéens, les Sélaciens n'affectent pas tous, il s'en faut, la forme lancéolée. De plus, la position ventrale de leur bouche ne s'accorde guère avec l'attitude horizontale qu'ils ont constamment ; elle ne facilite sûrement pas la capture des proies dont ils font leur régime. Et si l'on admettait que leurs contours extérieurs sont adaptés à la vie aquatique, il faudrait admettre aussi que la situation de la bouche ne s'accorde pas avec cette adaptation.

Quant à la foule des Invertébrés aquatiques nageurs, elle renferme toutes les formes possibles, et les plus disparates. Rien n'est plus éloigné des contours pisciformes que ceux des Méduses, des Cténophores, des Rotifères, des Annélides pélagiques et de leurs larves, comme de

celles des Mollusques. Les contours des Mollusques nageurs, tels que l'Aplysie, les Ptéropodes, ceux des Insectes aquatiques, qui nagent sans cesse, Dytiques, Gyrins, Hydrophiles, Hydrocorises, etc. ne rappellent en rien la forme lancéolée.

Sans doute dira-t-on que la forme de ces divers animaux est adaptée d'une autre manière qui ne contredit pas la convergence ; chacun s'adapterait suivant ses possibilités. Même, cette diversité donnerait la démonstration la plus claire de l'adaptation. Partant de cette affirmation gratuite, chacun s'évertue à montrer comment les formes les plus opposées sont néanmoins adaptées aux mêmes conditions. Le préjugé apparaît ici dans toute son ampleur. Cette coïncidence de formes très différentes et de conditions d'existence très semblables prouvent, bien au contraire, que ces conditions n'impliquent pas une forme définie, qu'elles admettent toutes les formes possibles. En ce qui concerne la vie en pleine eau, un remarquable exemple est fourni par les Hydrachnes. Ce sont de petits Acariens dont la conformation ressemble de très près à celle d'autres Acariens, les Thrombidions, exclusivement terrestres. Les Hydrachnes ont un corps discoïdal assez lourd, des appendices grêles ; rien dans leur conformation ne paraît de nature à faciliter la nage. Elles nagent, cependant, avec aisance et agilité, en pleine eau.

En définitive, attribuer à la forme du corps une valeur adaptative pour la progression dans l'eau dépasse sensiblement les faits. Les similitudes que l'on observe ont, d'évidence, une autre signification. Parler d'adaptation convergente, à leur propos, ne paraît pas plus exact que considérer l'existence de pattes chez les animaux marcheurs comme une adaptation convergente à la progression sur le sol.

Ne resterait-il pas, tout de même, que les Vertébrés de pleine eau, les Téléostéens tout au moins, ont une

forme très différente de celle des Vertébrés terrestres ? Et, dès lors, n'est-on pas fondé à dire que la forme extérieure des Mammifères aquatiques, qui se rapproche de celle des Téléostéens, est un ajustement à ce mode d'existence ? Quoi de plus saisissant que l'aspect pisciforme des Cétacés, des Siréniens et des Pinnipèdes ? Ressemblance d'autant plus remarquable, que les liens génétiques de ces Mammifères avec les Téléostéens sont les uns lointains, et qu'eux-mêmes diffèrent des autres, de façon sensible, par bien des particularités de leur structure interne. La similitude de leurs contours extérieurs ne saurait provenir d'une parenté proche.

Nous sommes donc en face d'une convergence, troublante au premier abord. Mais elle donne toutes facilités pour examiner dans quelle mesure elle est une adaptation à certaines conditions du milieu aquatique.

Les Cétacés, en particulier, ont des contours franchement pisciformes, qu'accentuent l'absence de cou, la conformation des membres antérieurs, analogues à des nageoires, l'absence de membres postérieurs, la situation des narines à la face supérieure du crâne et, chez quelques-uns, l'existence d'une crête dorsale simulant une nageoire. Cet ensemble appartient à des Mammifères qui habitent constamment en haute mer ; il donne bien l'impression de traduire une adaptation morphologique complète à cette manière de vivre. Sans doute, d'une espèce à l'autre, des différences existent-elles, notamment dans les dimensions relatives des membres antérieurs ; chez tous, pourtant, le squelette est du même type : l'axe du bras et de l'avant-bras est très court, tandis que le segment métacarpo-phalangien est allongé et que le nombre des phalanges se multiplie, allant jusqu'à treize : la conformation prend allure des nageoires des Téléostéens.

L'aspect pisciforme des Siréniens est moins accusé, quoique toujours sensible. Le segment huméro-cubital est court, la palette métacarpo-phalangienne relative-

ment longue. Mais l'hyperphalangie fait défaut, le cou est marqué, l'orifice des narines en position normale.

Quant aux Pinnipèdes, la convergence pisciforme de leurs contours extérieurs est encore nette. Toutefois Phoques et Otaries ont une tête et un cou normaux ; leurs membres postérieurs existent, mais leur conformation précise, si l'on peut dire, la convergence : le fémur est coudé de telle sorte que les deux appendices, ramenés vers l'arrière et réunis par une membrane cutanée, prennent l'aspect d'une nageoire caudale.

Pourquoi le nier ? le fait que la convergence est obtenue, peut-on dire, par des moyens un peu différents, soutient en quelque mesure l'idée d'une adaptation morphologique au mode d'existence. Même, ces différences paraissent correspondre aux particularités de la vie de chacun d'eux. Bien des naturalistes admirent que les Cétacés, « complètement adaptés », vivent en haute mer, tandis que les Siréniens et les Pinnipèdes, « incomplètement adaptés », en seraient encore au stade d'animaux de rivages. Existerait-il, en outre, des Mammifères aquatiques non adaptés ? Les mêmes naturalistes refusent d'examiner ce qu'ils traitent de misérables exceptions.

Evidemment, Cétacés, Siréniens et Pinnipèdes forment un ensemble très remarquable de Mammifères dont la forme paraît s'accorder avec l'habitat. Quelques particularités, pourtant, atténuent sensiblement l'impression que produit cet ensemble. Et l'analogie des formes, si convaincante de prime abord, cesse de l'être dès que l'on pousse l'analyse : la convergence apparaît avec ce qu'elle renferme de fallacieux.

Ces Mammifères marins nagent, tous, par des ondulations de la colonne vertébrale, à la manière de la plupart des Vertébrés, aquatiques ou non : leurs membres antérieurs, transformés ou non en « palettes natatoires », ne fonctionnent pas plus que les nageoires des Téléostéens. Leur forme extérieure, ni leur constitution squelettique ne sont donc « adaptatives », ni pour les uns, ni pour les

autres : cette simple constatation enlève à l'aspect pisciforme beaucoup de la signification de forme adaptative qu'on lui attribue. Il reste que la conformation des membres antérieurs supprime le meilleur moyen de locomotion sur terre ferme, sans faciliter, si peu que ce soit, la vie dans l'eau. Non seulement elle ne la facilite pas, mais elle crée, pour les Cétacés surtout, un grave déficit. Si d'aventure, le flot rejette l'un d'eux sur le rivage, tout déplacement lui est interdit et il est voué à une mort prochaine.

Parmi les dispositions anatomiques des Cétacés, en est-il qui s'accordent directement avec leurs conditions d'existence ? Ces conditions, évidemment, ne leur sont pas défavorables, puisqu'ils persistent et se reproduisent. Peut-on dire qu'elles leur sont avantageuses ? L'absence de cou tire son importance du rapprochement que l'on établit avec les Poissons. Mais ce caractère ne préjuge pas d'une aptitude spéciale à la nage, ni à la vie aquatique. Le cou manque à la plupart des Batraciens ; or, si la plupart séjournent dans l'eau, les uns, comme les Tritons, marchent sur le fond plus souvent qu'ils ne nagent et se déplacent peu ; les autres, comme les Grenouilles, se tiennent le plus habituellement sur les bords, la nage est en quelque sorte occasionnelle. Elle l'est plus encore pour les Crapauds, qui passent la majeure partie du temps hors de l'eau. Le cou manque également à divers Reptiles aquatiques et terrestres, tels les Crocodiles, les Caméléons et divers autres Sauriens.

Quant à la position dorsale des narines, elle ne facilite guère la respiration quand l'animal nage en surface ; car à ce moment, la tête émerge en grande partie. En fait, les Cétacés sont liés à ce mode d'existence et n'en peuvent adopter un autre, mais leur conformation ne donne aucune facilité spéciale. Vivre en haute mer, à distance des côtes, est pour eux une obligation et non la meilleure condition de vie.

Siréniens et Pinnipèdes s'écartent, eux aussi, de la côte ; mais souvent ils gagnent le rivage et sortent de l'eau. Leurs moyens sont ainsi plus larges et plus souples. Ils ne représenteraient, pourtant, qu'une adaptation morphologique imparfaite, une sorte de transition vers la vie exclusivement aquatique. En faudrait-il conclure, une fois de plus, qu'adaptation morphologique signifie spécialisation étroite ? Et cela ne revient-il pas à dire qu'une adaptation « parfaite » résulte de la perte d'un certain nombre de possibilités, par l'acquisition d'une impotence fonctionnelle, d'une infirmité parfois très accusée ?

Poursuivant, en effet, l'analyse, l'attention se porte sur divers Mammifères aquatiques, Ours blanc, Loutre, divers Rongeurs d'eau douce, dont aucun détail de l'aspect extérieur ne révèle l'éthologie. Les contours du corps de ces animaux sont ceux de tous les Mammifères terrestres ; leurs pattes n'ont rien de spécial. Bien que conservant les moyens de se mouvoir sur terre ferme, ils nagent et plongent avec une extrême facilité, et capturent des proies sous l'eau.

A cet égard, même, l'Ours blanc s'oppose directement au Phoque : tous deux fréquentent les rivages marins, tous deux nagent avec aisance par des ondulations de la colonne vertébrale, tous deux passent une partie du temps hors de l'eau. Mais tandis que l'Ours blanc, quadrupède, marche sans efforts, le Phoque éprouve d'indiscutables difficultés : il ne se déplace qu'en effectuant des bonds sur l'abdomen, à la façon d'une balle de caoutchouc ; il se comporte en véritable infirme. Lequel des deux est-il le mieux « adapté », quant à sa conformation, à l'existence amphibie ? La spécialisation ne donne au Phoque aucune précellence ; sa conformation ne lui procure aucun avantage : n'en tire-t-il pas, au contraire, une infériorité, moins grave que celle du Cétacé, mais grave tout de même ?

S'évertuant à défendre l'adaptation morphologique,

L. Cuénot néglige la comparaison et subtilise le comportement (1). Suivant lui, la conformation des Phoques serait bien adaptative ; seulement ces animaux sont attirés vers la terre ferme où ils ne peuvent vivre. C'est, en effet, dans l'eau qu'ils trouvent les éléments de leur nourriture, tout comme les Ours blancs.

Nul argument ne pouvait mieux faire le procès de l'adaptation morphologique. Qu'est-ce, en effet, qui attire les Phoques vers la terre ferme ? ils obéissent à une réaction de leur système nerveux, ce qui est un phénomène général, nous l'avons vu et nous y reviendrons. Or, cette réaction d'ordre constitutionnel est indépendante de la forme du corps et de celle des organes. La conséquence est claire : morphologiquement infirmes, les Phoques sont amenés à vivre dans des conditions peu compatibles avec leur infirmité. Les Ours blancs, eux aussi, sont attirés vers la terre ferme ; mais leur conformation se prête tant à la vie hors de l'eau qu'à la vie dans l'eau.

Par leur état constitutionnel, Phoques et Ours blancs sont contraints à cette double vie. Les dispositions morphologiques s'y accordent mal pour les premiers ; elles laissent aux seconds toutes possibilités. Il est un détail, sur lequel insiste Cuénot, qui aide à montrer que l'aspect pisciforme n'a nullement la valeur d'une adaptation morphologique. Quelques Cétacés, tel le Dauphin, possèdent une « nageoire dorsale » ; et cette disposition accentue la ressemblance avec les Téléostéens. Bien mieux, certains Sélaciens, les Squales, en possèdent également une ; et les empreintes d'Ichtyosaures montrent que ces Reptiles en étaient pourvus. Cette extension de la convergence chez des Vertébrés aquatiques si différents ne marquerait-elle pas l'adaptation ? Or, la nageoire dorsale des Poissons ne joue aucun rôle dans la locomotion lente ou rapide ; et nous avons vu qu'elle

(1) L. Cuénot, *op. cit.*

n'est pas un organe équilibrateur. Ajoutons que les Cétacés qui n'en possèdent pas sont aussi bien « équilibrés » que les autres. De plus, chez certains Squales, elle est réduite à une crête dorsale relativement peu marquée. De toutes façons, ni Dauphin, ni Squales n'en avaient aucun besoin. Comment un organe à ce point indifférent résulterait-il d'une adaptation morphologique à la nage ?

De cet examen critique une seule conclusion se dégage : la convergence des formes n'a sûrement pas la signification que les naturalistes lui attribuent.

Certes, l'aspect pisciforme n'existe chez aucun Mammifère terrestre, et nous en découvrirons, sans peine, la raison. Mais cet aspect existe chez les Reptiles. Le Caméléon, arboricole, n'a pas de cou, les Seps ont des membres très courts, non fonctionnels dans la marche, dont la forme rappelle celle d'une palette, leur cou est à peine indiqué. Toutefois, ils se déplacent sans peine en appliquant leur palette contre le corps et en rampant, par ondulations, sur le sol. A ne considérer que leur forme, on les prendrait volontiers pour des animaux aquatiques.

Que, parmi les Mammifères strictement terrestres, il n'y en ait aucun qui rappelle un Cétacé, voire un Phoque, comment en être surpris ? L'infirmité majeure des premiers, l'infirmité relative des seconds supprime ou diminue les moyens d'existence. Qu'un Mammifère naisse, loin de l'eau, dépourvu de pattes et réduit à bondir sur son abdomen, la vie sera pour lui rapidement impossible, il disparaîtra sans descendants. Or, ce que nous savons des faits tératologiques — souvent héréditaires — prouve que des variations de cette amplitude se produisent. Seules ont persisté, dans des conditions tout juste possibles, celles qui ont frappé des animaux aquatiques : la vie dans l'eau ou au bord de l'eau leur a laissé les moyens de survivre, en dépit de leur infirmité. Celle-ci a des degrés ; ne les confondons pas avec les degrés d'une

« adaptation » morphologique ; n'y voyons pas un exemple de « préadaptation » et rendons-nous compte que tout animal analogue à un Cétacé serait bien incapable de gagner la mer, si proche soit-elle.

Voyons plus loin : les animaux à vie terrestre ont des formes extrêmement diverses ; sont également divers le nombre et la constitution de leurs appendices : bipèdes, quadrupèdes, multipèdes ou rampants, ils ne marchent pas ou ne rampent pas tous de la même manière. De même en est-il des animaux aériens. La convergence, pour eux, est plus dans la manière de vivre que dans leurs formes ou leurs moyens de déplacement. Ceux-ci, nous y avons insisté, ne sont et ne peuvent être adaptatifs.

B. — *Les appendices préhensiles et la préhensilité.*

La convergence se présente sous un aspect différent, mais non moins instructif, avec d'autres modes de conformation, notamment avec les appendices dits préhensiles. L'analogie de leurs formes n'est nullement corrélative d'une possibilité fonctionnelle, tandis que, en regard, des dissemblances morphologiques s'allient à un fonctionnement analogue. Rien ne montre mieux la signification véritable des convergences, nul exemple n'est plus frappant, aussi bien chez les Arthropodes que chez les Vertébrés.

Bien qu'appartenant à une souche commune, les Arthropodes diffèrent les uns des autres par des caractères assez tranchés de la forme du corps ; mais, il est souvent possible de retrouver les homologies profondes sous des convergences superficielles.

Nombre d'entre eux possèdent une paire, au moins, d'appendices dont la forme paraît être celle d'un appareil propre à la capture des proies. Le type en est fourni par les pattes antérieures de la Mante religieuse. L'appa-

rence extérieure de ces pattes correspond bien aux conditions anatomiques d'un appendice « adapté » à la préhension : une hanche démesurément longue, comparativement à la hanche de la plupart des Insectes, s'articule avec un fémur épineux et courbe ; le fémur, à son tour, s'articule avec le tibia. Fémur et tibia, jouant l'un sur l'autre, forment une pince solide (fig. 42). C'est, en fait, un appendice préhensile : en présence d'une proie, la Mante étend brusquement sa longue hanche, la pince s'ouvre et se referme, maintenant la prise.

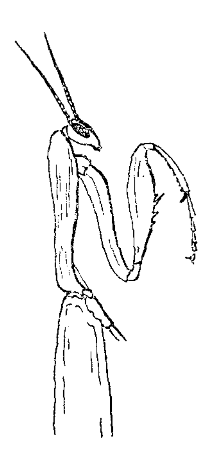


FIG. 42. – Patte préhensile de Mante religieuse.

La concordance entre la conformation et le régime alimentaire paraît évidente. Elle le paraît plus encore quand on retrouve, chez des Arthropodes fort différents, une conformation très analogue. On la retrouve, en particulier, chez la Squille, Crustacé stomatopode (fig. 43). La convergence est d'autant plus frappante que l'appendice préhensile n'est pas l'homologue exact de celui de la Mante. Dans tous les cas, il fonctionne de la même manière.

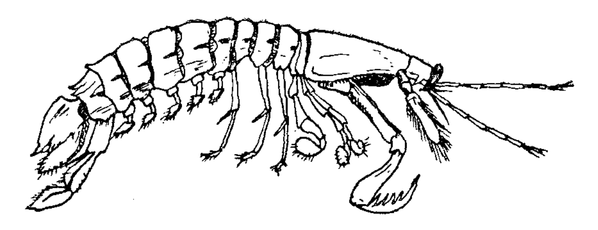


Fig. 43. — Squille.

Outre les Squilles, un certain nombre d'autres Arthropodes, Crustacés, Arachnides, Insectes possèdent un appareil semblable, également fonctionnel. Une convergence d'apparence si précise, chez des animaux si différents à d'autres égards, entraîne, il faut le dire, vers l'idée d'une adaptation morphologique.

Toutefois, avant de conclure, il importe de procéder à un examen méthodique. Ne nous arrêtons pas au fait que, selon les espèces, la forme préhensile est plus ou moins accusée ; la convergence n'en existe pas moins. L'essentiel est de savoir ce que signifie cette convergence. Coïncide-t-elle constamment avec la capture des proies et ne coïncide-t-elle qu'avec ce mode de comportement ? Dans l'affirmative, elle montrerait, tout de même, une concordance dont il faudrait tenir le plus grand compte. Portant, en effet, sur des animaux n'ayant en commun que le régime alimentaire fait de proies vivantes, n'indiquerait-elle pas un véritable ajustement de la forme à la manière de vivre ? Une étude comparative détaillée apporte à cette question une réponse décisive (1).

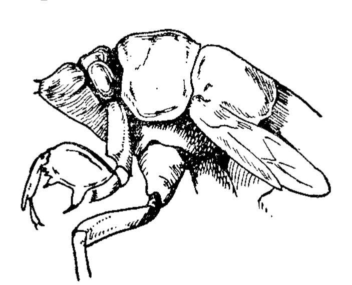


Fig. 44. — Nymphe de Cigale.

a) La convergence existe sans le régime et sans le fonctionnement de l'appendice d'aspect préhensile. Les pattes antérieures des Cigales, des nymphes surtout, ont une structure qui laisse supposer que ces Hémiptères capturent des proies (Fig. 44). En réalité, les Cigales, larves, nymphes et adultes vivent de sucs végétaux qu'elles aspirent avec l'armure buccale caractéristique de tous les Hémiptères. Leurs pattes antérieures sont

(1) Étienne Rabaud, Les phénomènes de convergence en biologie. Publication du *Bulletin biologique*, 1925.

uniquement locomotrices et rien, dans le comportement, n'implique l'intervention d'un appareil d'accrochage ou de capture. Quand la nymphe sort de terre et mue, elle se cramponne à un substrat quelconque avec l'extrémité de ses pattes ; les pattes antérieures ne jouent aucun rôle spécial.

D'autres Hémiptères, *Syromastes*, *Alydus lateralis*, divers Hyménoptères chalcidiens (Fig. 45) ont aussi des pattes de forme préhensile, fémur fortement denté et tibia plus ou moins incurvé : mais ce sont les pattes postérieures, uniquement locomotrices.

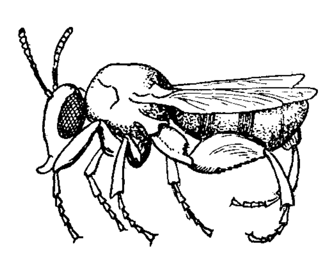


FIG 45. — Hyménoptère chalcidien (*Leucaspis*) à pattes postérieures préhensiles.

b) A elle seule, cette simple opposition des formes convergentes indépendantes du mode de fonctionnement donne à penser qu'il ne s'agit nullement d'une mise en accord de la conformation et de la manière de vivre, mais de tout autre chose.

Il y a plus encore. Le fait décisif ressort nettement quand on constate, d'une part que le fonctionnement préhensile existe sans la forme correspondante ; d'autre part que le même régime alimentaire existe sans le mode de capture avec les appendices.

De nombreux Insectes carnivores, des Hémiptères (Réduvides, Gerrides, Notonectes), des Diptères (Asilides, Scatophages), des Araignées (Thomisides, Lycosides et autres) capturent avec leurs pattes aussi bien que la Mante religieuse, et de la même manière : or, la conformation de ces pattes ne se distingue en rien de celle des pattes simplement locomotrices et ne montre aucune particularité de nature à faciliter ce mode de comportement.

c) D'autres Insectes, Carabes, Cicindèles, Staphylins,

n'utilisent même pas leurs pattes. Serait-ce que la constitution morphologique de ces appendices les rend impropres à la capture ? Assurément non ; ils pourraient servir aussi bien que ceux des Gerrides, absolument inermes. Or, l'apparence de quelques-uns d'entre eux est telle que certains auteurs les considèrent comme des pattes préhensiles. Celles du Staphylin commun (*Ocypus olens*) notamment, possèdent les particularités caractéristiques : hanches antérieures longues, à peine plus courtes que les fémurs, contiguës à la base, coniques et inermes ; fémurs larges, comprimés latéralement, à bord inférieur légèrement rugueux ; tibias plus courts que les fémurs, armés de deux fortes épines, sur la ligne médiane de la face inférieure, sur le bord externe de cette face et à l'apex ; deux griffes solides terminent les tarses ; enfin, ces pattes se meuvent dans un plan presque antéro-postérieur : l'ensemble en ferait un excellent outil de capture. La forme des pattes de divers Carabiques est très analogue. Or, aucun de ces Insectes n'appréhende les proies au moyen de leurs appendices ; ils capturent avec les mandibules, sans utiliser jamais l'autre moyen dont ils disposent.

Dès lors, la conclusion se dégage d'elle-même : forme et fonctionnement ne sont étroitement liés ni entre eux ni avec le régime alimentaire ; un élément essentiel du comportement entre en ligne de compte. L'étude de la préhensilité chez les Vertébrés nous le montrera en toute évidence.

Le type de l'organe préhensile des Vertébrés est l'extrémité libre de l'appendice antérieur des Primates. La main des Hommes et celle des Anthropoïdes est, à ce point de vue, particulièrement remarquable ; elle passe pour l'une des adaptations les plus parfaites à la préhension : doigts longs, libres et flexibles ; mouvements de pronation et de supination. En outre, la mobilité de l'articulation scapulo-humérale augmente le champ d'action.

Ces dispositions anatomiques existent chez d'autres Vertébrés qui n'ont pas tous, entre eux, de parenté proche ; elles existent soit au membre antérieur, soit au postérieur, soit aux deux à la fois. En dépit de l'homologie fondamentale de ces parties, la similitude n'est, et ne peut être qu'une convergence. Mais il s'en faut que, chez tous, la convergence morphologique s'accompagne du même mode de fonctionnement.

Les Edentés du groupe des Bradypodidés ont une main pourvue de 4 doigts seulement ; le pouce fait défaut. Elle est pourtant capable de saisir des objets quelconques ; et les mouvements de l'appendice entier permettraient une utilisation très variée. Ces animaux se bornent, néanmoins, à s'accrocher aux branches des arbres. Au lieu d'étendre le bras vers le feuillage dont ils se nourrissent, de le cueillir avec la main et de le porter à la bouche, ils l'arrachent avec la bouche, broutant, en somme, comme beaucoup d'autres herbivores. Ils font donc, d'un appendice préhensile susceptible de multiples usages, un usage très limité.

Les Batraciens se servent moins encore de leurs mains. Leurs doigts, pourtant, sont libres ; leur main se ferme sous certaines excitations, mais ils ne serrent pas. Ils capturent les proies avec la bouche.

Quant aux Oiseaux, la convergence porte sur les orteils, longs et flexibles. La plupart des Oiseaux les utilisent à peine. Ils s'accrochent simplement à un support ; ils capturent les proies ou ramassent les graines avec le bec.

Quelques-uns, tels les Rapaces, capturent avec le bec et utilisent les pattes comme moyen de contention. S'ils saisissent avec les serres, ils ne les portent pas au bec. Seuls, les Perroquets font de leurs pattes un usage que l'on pourrait dire « complet », ils saisissent et portent au bec.

Inversement, les Martinets n'utilisent ni leurs orteils,

ni même les pattes. Ils volent rapidement, et pendant tout le jour. Ils s'accrochent aux parois verticales ou peu obliques. La station debout leur est très difficile. Quand, d'aventure, ils se posent sur le sol, ils sont souvent incapables de prendre leur essor : couchés sur la face ventrale, ils rampent en s'aggrippant avec le bec, et ne s'envolent qu'en se laissant choir d'une certaine hauteur. Pourtant, leur squelette est normal, peut-être aussi leur musculature ; ils ne s'en comportent pas moins comme de vrais impotents.

Rien ne montre mieux l'indépendance de la forme et du mode de fonctionnement ; rien n'indique mieux que l'un ne détermine pas l'autre, et réciproquement ; que tous deux sont indépendants de la manière de vivre. Suivant les animaux, le même organe sert à tous les usages : la main de l'Homme et celle des Singes se prête à une grande diversité de mouvements ; elle intervient en des circonstances très variées. L'extrémité préhensile des Bradypodidés et celle des Oiseaux n'ont qu'un usage réduit ; capables de saisir, et saisissant en réalité, leur fonctionnement est limité par l'impotence relative du membre qu'elles terminent. Quelques Oiseaux seulement portent la patte jusqu'au bec. En tout ceci la forme n'entre pas en ligne de compte ; l'appendice ne fonctionne que sous l'action directe du système nerveux. Des réflexes existent ou manquent ; et quand ils existent, la forme n'intervient pas.

L'étude des Arthropodes en fournissait déjà l'indication. Celle des Rongeurs en donne une démonstration supplémentaire, et vraiment décisive. La face palmaire de leurs doigts et la face plantaire de leurs orteils, comme celles de la plupart des Onguiculés, sont garnies de pelotes fibreuses qui empêchent toute flexion. Ces Mammifères n'en utilisent pas moins leurs pattes antérieures comme outil de préhension. Seulement, incapables de saisir avec une seule main, ils prennent les objets avec les deux pattes et les portent à la bouche, assis sur

leur train postérieur, le corps légèrement redressé. Il convient de remarquer que les Carnivores, dont les pattes sont anatomiquement semblables, les utilisent peu en tant qu'organe de préhension ; ils ne s'en servent guère que pour maintenir les aliments volumineux qu'ils déchirent avec les dents, ou les os qu'ils rongent. Mais ils n'adoptent jamais l'attitude des Rongeurs ; ils ne prennent pas à deux mains et ne portent pas à la bouche.

Nous voici donc en présence d'une double opposition : en face de la manœuvre de préhension des Rongeurs, l'utilisation réduite de doigts ou d'orteils libres des Bradypodidés et de la plupart des Oiseaux, et l'utilisation presque nulle des deux pattes des Carnivores. De l'opposition, l'importance et la prépondérance du jeu des réflexes ressortent en plein relief : de plusieurs animaux pourvus d'organes entièrement comparables, les uns les utilisent en toute occasion, tandis que d'autres les utilisent à peine ou ne les utilisent pas ; et en regard, des animaux pourvus d'organes différents et peu capables, en apparence, de fonctionner comme organe préhensile, les utilisent pourtant, à ce titre. C'est la même opposition que nous avons rencontrée chez les Arthropodes. La forme d'un organe n'a donc, quant à son utilisation, qu'une importance très secondaire ; cet organe fonctionne ou ne fonctionne pas, non en raison de sa structure, mais en raison de la manière dont le système nerveux réagit aux excitations extérieures et des réflexes qui en résultent. En définitive, les réactions du système nerveux font le comportement ; entre elles et les dispositions morphologiques n'existe aucune relation directe. Les unes et les autres traduisent, chacune à leur manière, l'état constitutionnel des organismes : d'adaptation morphologique il ne saurait être question.

Ces conclusions ont, sans conteste, une portée générale ; elles s'appliquent sans réserves aux convergences

des Mammifères aquatiques, et à l'ensemble des faits que nous étudions ici.

Bien d'autres convergences pourraient être rappelées. Leur étude ne nous apprendrait rien de plus. L'analyse de l'aspect pisciforme et des appendices préhensiles fait ressortir tout ce que les convergences contiennent, quant au postulat morphologique et à la prépondérance des réactions du système nerveux.

2. — *Les Coaptations.*

Mais il faut prendre le problème sous un autre aspect : celui des *coaptations*. Ce terme désigne le fait que deux parties, indépendantes par leur origine, se rejoignent et s'ajustent exactement l'une à l'autre : telle une tige pénétrant dans un orifice. Par lui-même, et dans ces conditions, l'ajustement des deux pièces ne laisse pas que de surprendre. Souvent, en outre, on lui attribue, sans invraisemblance notoire, une valeur adaptative.

Bien que connu depuis longtemps, le fait des coaptations n'a été mis en évidence, au point de vue qui nous occupe, que depuis une vingtaine d'années, par Cuénot (1). Depuis et à diverses reprises, il a insisté à leur sujet, les donnant comme des exemples indiscutables de l'adaptation de deux pièces qui, nées à distance l'une de l'autre, se rencontrent et font concorder une forme et une certaine manière de vivre. Surtout il s'efforce de répandre sur ces dispositions une apparence de mystère. Son élève J. Corset (2) a consacré un travail long et documenté à la description d'un certain nombre de coaptations, tirant d'elles les conclusions finalistes qu'elles paraissent renfermer, à vue superficielle.

(1) L. Cuénot, Coléoptères droits et gauches. *C. R. A. F. A. S.*, 1921.

(2) J. Corset, Les Coaptations chez les Insectes. *Bull. Biol.*, Suppl. XIII, 1931.

Les faits de coaptation sont infiniment nombreux. Il en existe dans tous les groupes d'animaux, particulièrement chez les Insectes. On ne saurait ici les reprendre un à un. L'analyse exacte de trois d'entre eux suffira pour aboutir à une conclusion solide.

Chez divers Hyménoptères chalcidiens (v. fig. 45), le bord inférieur du fémur de la 3e paire de pattes est creusé d'une gouttière longitudinale; lorsque le tibia se replie complètement, il se rabat contre le fémur et se loge dans la gouttière. La coaptation est fort étroite ; elle compte parmi les plus parfaites.

Le tibia de la patte correspondante des Criquets se loge, lui aussi, dans une gouttière du bord fémoral inférieur ; il s'y loge chaque fois que l'Insecte exécute un saut, et *uniquement dans cette circonstance*. Quand l'Insecte marche, le tibia joue sur son articulation fémorale, en demi-flexion. Admettrons-nous alors que la gouttière facilite le saut, qu'en rapprochant au maximum fémur et tibia elle donne plus de champ à la détente ? A vrai dire, la gouttière n'augmente le rapprochement que d'une fraction de millimètre fort insignifiante, et qui n'ajoute certainement rien à la force de la détente.

Une expérience fort simple en fournit la preuve : au moyen de plâtre gâché, je comble la gouttière des fémurs postérieurs de plusieurs *Calliptamus italicus*, immobilisés entre pouce et index, sans pression excessive. Le plâtre une fois sec, je lâche ces Criquets. Aussitôt ils prennent leur élan sans difficulté, et sautent sans manifester la moindre gêne, à la façon des individus témoins. La gouttière est donc dépourvue de la moindre utilité.

Celle des Hyménoptères chalcidiens en est tout aussi dépourvue. La manière dont ces Insectes se comportent fournit la meilleure preuve que la coaptation du tibia et du fémur est, pour eux, sans emploi. Habituellement, ces Insectes se tiennent sur leurs six pattes, toutes les

six locomotrices ; les pattes postérieures ne remplissent aucune fonction spéciale capable de déterminer la flexion forcée du tibia sur le fémur et de rendre utile cette flexion.

La coaptation se réduit donc à elle-même, chez le Criquet italien, comme chez le Chalcidien. Même, dans bien des espèces de Criquets ou de Locustiens, le contact entre fémur et tibia ne s'établit que d'une façon partielle ; la partie moyenne du tibia touche seule la gouttière fémorale. Mieux encore, la gouttière du fémur de divers Locustiens — la grande Sauterelle verte, par exemple, — est limitée par deux rangées d'épines ; et cette disposition suggère fortement l'idée d'une gouttière « pour » le tibia : or, le tibia de ces Orthoptères ne se place jamais en flexion complète ; ils sautent peu et mal. Mieux encore, si l'on essaye de plier le tibia contre le fémur on n'obtient qu'une coaptation très imparfaite.

Au demeurant, exacte ou seulement approchée, la coaptation fémoro-tibiale n'a, pour l'Insecte, aucune valeur fonctionnelle.

Ce n'est d'ailleurs pas elle que Cuénot met spécialement en relief. Il attire l'attention, et avec insistance, sur ce qu'il appelle le « bouton-pression ». Il s'agit d'un petit mamelon, légèrement renflé à l'équateur, qui proémine sur le côté du mésothorax des Hémiptères aquatiques. Les élytres fermés s'appliquent sur le thorax entier et la base de chacun d'eux présente une dépression qui coiffe, à frottement dur, le mamelon du mésothorax (Fig. 46). Quand l'Insecte prend son vol, la dépression se dégage du mamelon ; quand il cesse de voler, la dépression coiffe, de nouveau, le mamelon. Ce dispositif remarquable, auquel R. Poisson a consacré une étude très soignée (1), serait une adaptation en rap-

(1) R. Poisson, Contribution à l'étude des Hémiptères aquatiques. *Bull. Biol.*, 1924.

port avec la vie aquatique, car tous les Hémiptères qui le possèdent passent la plus grande partie de leur existence dans l'eau, « et l'on comprend qu'il y a le plus grand avantage que les hémélytres restent adhérentes au corps dans tous les mouvements ».

Le « bouton-pression » existe ailleurs que chez les Insectes, reliant des parties qui se développent indépendamment, par exemple chez les Crustacés brachyures et chez les Mollusques céphalopodes. Partout son apparence adaptative fait impression ; et l'on s'explique que des esprits enclins à mélanger la recherche scientifique avec le sentiment se laissent mener vers certaines conclusions, en négligeant quelques faits.

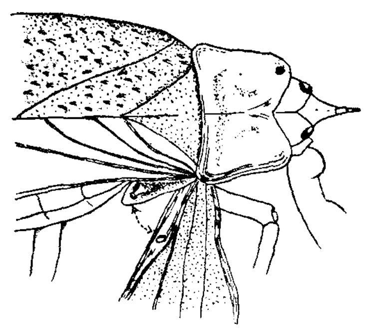


Fig. 46. — Nèpe cendrée, préparée pour montrer le « bouton-pression » (d'après R. Poisson).

A cet égard, les résultats expérimentaux obtenus par J. Corset sont fort éloquents. L'expérience consiste à supprimer le bouton des deux côtés du mésothorax d'une Notonecte. Remis à l'eau, l'Insecte plonge difficilement, gêné par l'air qui, emmagasiné sous les élytres, les empêche de s'appliquer exactement sur le corps. La gêne ne dure que quelques heures. Progressivement l'Insecte reprend une allure normale ; deux jours après, seule persiste une abréviation de la durée des plongées ; mais cette infériorité même disparaît par la suite.

Ce résultat, très significatif par lui-même, ne tient pas compte de toutes les données du problème, que pose le « bouton-pression ».

Les Notonectes nagent, et nagent constamment ; mais aussi elles s'envolent et passent d'une mare à l'autre.

Ces circonstances permettent évidemment d'interpréter le dispositif d'accrochage dans le sens de l'utilité : l'Insecte fermant ses ailes les applique étroitement et solidement sur lui grâce à cette coaptation ; du même coup il évite d'emmagasiner de l'air. Par suite, dès son retour à l'eau, il retrouve tous ses moyens.

Seulement, le comportement des Notonectes et de diverses autres espèces n'est pas celui de tous les Hémiptères aquatiques. Les Nèpes, les Ranâtres, les Naucoris sont incapables de voler ; Nèpes et Ranâtres ne nagent pas, elles marchent sur le fond. N'empêche qu'elles possèdent toutes un bouton-pression conformé comme celui des Notonectes et qui maintient les élytres aussi solidement. L'inutilité est, ici, évidente. A aucun moment ces Insectes n'ouvrent les ailes ; la plupart d'entre eux n'ont même pas de muscles alaires. Constamment immergés, ils ne courent nul risque d'emmagasiner de l'air ; à quoi le bouton-pression peut-il leur servir ? Quelques essais pratiqués sur des Nèpes m'ont fourni des données qui aident à répondre. Le bouton enlevé (d'un seul côté pour limiter le choc), je remets l'Insecte à l'eau ; il flotte et ne plonge que péniblement. Mais au bout d'une demi-heure environ, il gagne le fond et prend son allure normale.

Un essai complet exigeait une contre-épreuve : elle consiste à « déboutonner » un élytre, à le soulever suivant un angle d'environ 45°, puis à le laisser retomber en laissant le bouton intact : l'Insecte a toute possibilité de « recoapter » l'élytre sur le thorax. Or, remise à l'eau, la Nèpe flotte et, comme la précédente, plonge difficilement et mal. Entre les deux, la différence n'est pas très appréciable ; peut-être flotte-t-elle moins longtemps : les circonstances ne m'ont pas permis de multiplier suffisamment les essais pour établir des moyennes exactes.

Peu importe, d'ailleurs. Tels qu'ils se présentent, ces faits expérimentaux donnent tout leur sens aux essais de Corset sur les Notonectes. Que le bouton-pression

existe ou non, le résultat est sensiblement le même. Et l'on est en droit de se demander si, au moment où les Notonectes retournent à l'eau après une envolée, un certain temps ne s'écoule pas avant la reprise d'une allure normale. Quoi qu'il en soit, la contre-épreuve indique nettement que, en dépit de la coaptation, l'élytre ne chasse pas l'air de façon immédiate. A cet égard l'inutilité du bouton-pression est flagrante, puisqu'en son absence l'air n'en est pas moins expulsé. En outre, les mouvements de l'Insecte ne subissent aucune modification apparente. Rien ne change dans la démarche lente de la Nèpe privée de son bouton-pression. De même en est-il de la Notonecte. La gêne initiale que l'expérimentateur observe tient à la présence d'une certaine quantité d'air, qui s'oppose à l'action des muscles capables d'appliquer les hémélytres sur le corps. Puis, quand cet air a disparu, l'absence du bouton oblige peut-être les muscles à se contracter d'une manière un peu différente : ces muscles doivent acquérir des habitudes nouvelles, et cette acquisition se fait progressivement.

S'agirait-il d'une hypothèse ? J'ai assisté à pareille acquisition dans un cas où le doute n'était pas possible. Expérimentant, dans un tout autre but, sur des Diptères, j'abrégeais de quelques millimètres l'une des deux ailes, et j'abandonnais l'Insecte. Aux premiers battements d'ailes, il tournoyait sur lui-même en restant au sol et parfois se renversait sur le dos ; puis il s'élevait un peu, sans cesser de tournoyer ; progressivement, en quelques minutes, il s'élevait plus haut, assurait son équilibre et s'envolait enfin. En somme, il substituait à des contractions symétriques de même force et de même fréquence, des contractions plus fréquentes et plus fortes d'un côté que de l'autre. Le changement du rythme musculaire est ici évident : ou il n'aura pas lieu et l'Insecte ne volera pas ; ou il aura lieu et l'Insecte volera ; il n'y a pas d'autre interprétation possible : l'habitude nouvelle s'acquiert sous mes yeux.

C'est une acquisition du même genre qui s'opère devant l'expérimentateur qui a supprimé les « boutons-pression » de la Notonecte ou de la Nèpe. Faut-il diminuer la valeur de ce résultat sous prétexte qu'une expérience de laboratoire ne réalise pas exactement les conditions de la vie libre ? Mais, pour une Notonecte ou une Nèpe, les dimensions d'une pièce d'eau n'ont guère d'importance ; elles ne changent rien au comportement, ni aux réactions ; elles ne pourraient que limiter les déplacements, c'est-à-dire contribuer à la gêne que l'expérimentateur observe à la suite de son intervention, ralentir la « rééducation » musculaire. Celle-ci s'effectue librement chez les Diptères lâchés en plein air et en pleins champs : elle n'est donc pas, au sens strict, une expérience de laboratoire.

L'utilité, la valeur adaptative du « bouton-pression » paraît donc problématique. Et cette constatation ne donne guère à la conjonction d'un mamelon et d'une fossette la force démonstrative que lui attribue Cuénot, en l'enveloppant dans un concept métaphysique.

Bien d'autres coaptations ne sont pas moins remarquables et non moins inutiles.

En regard du « bouton-pression » se place le « frein », soie rigide que portent les ailes postérieures de certains Lépidoptères, et qui s'introduit dans un anneau de la partie postérieure des ailes antérieures. L'ajustement rend les deux ailes solidaires ; il est aussi exact que celui qui fixe l'hémélytre des Hémiptères aquatiques au mésothorax. Or, on sait depuis longtemps, et je m'en suis assuré, que la suppression du frein ne modifie en rien l'allure de ces Papillons. A peine relâchés, en plein air, ils s'envolent d'une allure normale.

Toutefois, le frein des Lépidoptères n'a pas la complication et la richesse de détails que révèle l'appareil qui unit les ailes des Hyménoptères et de divers Pucerons.

Les ailes postérieures de ces Insectes possèdent un système de crochets, les hamules, qui se fixent au rebord

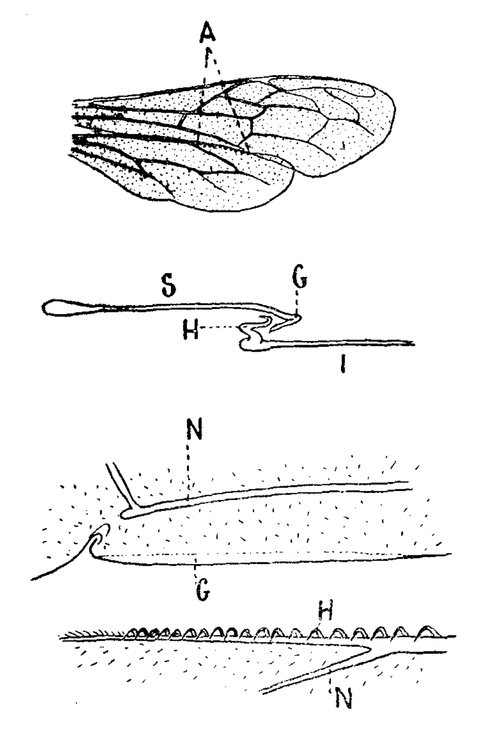


Fig. 47. — Coaptation des ailes des Hyménoptères.

1. Les deux ailes unies; en A, la région des hamules et de la gouttière.
2. Section transversale montrant le dispositif de l'accrochage S, aile supérieure et sa gouttière G ; I, aile inférieure et l'hamule H.
3. Hamules et gouttières séparées : N, nervure ; G, gouttière ; H, hamules (d'après Cuénot).

d'une gouttière formée par le bord postérieur de l'aile antérieure correspondante (Fig. 47). Ainsi liées, les deux

ailes du même côté forment une surface portante relativement large, dont les deux parties battent, forcément, à l'unisson. On en infère que, sans ce synchronisme, les Insectes voleraient mal ou moins bien, peut-être même ne voleraient pas.

Si cette interprétation est exacte, la suppression ou la disparition des hamules devrait entraîner la perte du vol. C'est bien la conclusion que Corset tire de ses expériences. L'annonce de ce résultat fut pour moi, une surprise. En vue de recherches différentes, j'avais été conduit à des constatations qui ne concordaient guère. D'un côté ou de l'autre se trouvait donc une cause d'erreur. Des expériences de contrôle s'imposaient donc.

Tout d'abord, il importait de procéder avec grande prudence, les Hyménoptères étant d'une extrême sensibilité aux manipulations et aux anesthésiques : mais en usant de précautions, on évite les accidents et on obtient des résultats valables. Après avoir endormi les Insectes avec une très faible dose d'éther, et en opérant en plein air, on supprime la coaptation, soit en détruisant les hamules, soit en coupant, avec des ciseaux fins, le pli des ailes antérieures. L'opération faite, les deux ailes de chaque côté rendues indépendantes, l'Insecte reprend son activité, s'envole sans difficultés, d'une allure normale, et disparaît rapidement. Il m'est arrivé de capturer à nouveau, aux abords de leur nid ou butinant les fleurs, quelques-uns de mes opérés : ils n'avaient donc rien perdu de leur capacité de vol. Dès lors on ne saurait prétendre que mes résultats sont ceux d'une expérience de laboratoire, d'une envolée limitée à l'espace d'un local clos (1).

J'ai, d'ailleurs, varié mes essais de plusieurs manières, allant jusqu'à éliminer le tiers postérieur, voire la moitié postérieure des ailes antérieures, sans empêcher l'Insecte

(1) Etienne Rabaud, L'interdépendance des ailes des Insectes et la capacité de vol. *Bull. Biol.*, 1933.

de s'envoler. La conséquence est claire : la coaptation n'établit pas le battement synchrone des deux ailes d'un même côté. On le constate en provoquant l'envolée de l'Insecte maintenu captif, il vole et tournoie « au point fixe ». Corset l'avait d'ailleurs également observé. En réalité, le synchronisme résulte du fonctionnement du système nerveux ; les hamules n'y ajoutent rien.

Reprenant à son tour ces expériences en utilisant mon mode opératoire, — qui éliminait la cause d'erreur des expériences de Corset — Cuénot convient de l'exactitude de mes résultats. On en voit aussitôt les conséquences : cet appareil d'une si grande précision apparente ne correspond nullement à une nécessité de vol ; il ne correspond, de toute évidence, qu'à une inutile complication. Ne fallait-il pas s'y attendre ? Supposer que le synchronisme des ailes exige un lien mécanique dépassait les probabilités. Si les muscles des ailes antérieures et des postérieures ne battaient pas de concert, il ne suffirait pas de les attacher l'une à l'autre pour obtenir le synchronisme. Demeurant antagonistes, en dépit de l'accrochage, elles gêneraient le vol, si elles ne l'empêchaient pas. L'appareil de contention est donc sans valeur fonctionnelle ; il n'est à aucun degré une adaptation morphologique à l'une des conditions de l'activité de ces Insectes.

Pourtant, avance Cuénot, le vol de l'Abeille ou de la Guêpe diffère suivant que les ailes sont ou ne sont pas mécaniquement solidaires. C'est possible ; concédons que c'est probable. Mais l'observation des individus opérés et remis en liberté en plein air n'indique nullement que leur vol soit moins facile, moins puissant, moins rapide ; il est autre, sans plus. Je les ai vu évoluer et se soutenir avec une aisance égale à celle des individus intacts. Leurs habitudes musculaires changent peut-être ; en tout cas, la « rééducation » paraît immédiate ; on ne soupçonne aucune « fatigue ». Le fait précis demeure : l'absence des hamules ne transforme pas les opérés en

éclopés destinés à une vie précaire, ils n'ont perdu qu'une complication. Et peut-être est-ce, pour eux, un avantage.

Les hamules, on le voit, rejoignent les «boutons-pression ».

Du reste, mes expériences conduisent à pousser les conclusions plus loin et à dire que l'augmentation de la surface portante due à l'existence des ailes postérieures n'ajoute que peu, si même elle ajoute, à la capacité de vol. Sur de nombreuses espèces d'Abeilles et de Guêpes, j'ai sectionné les ailes postérieures au ras du thorax sans empêcher les Insectes de s'envoler et de reprendre leur activité normale. Mettant à profit l'habitude qu'ont ces Hyménoptères de revenir constamment sur les mêmes plantes, j'ai suivi mes opérées d'un jour à l'autre, sans constater la moindre défaillance. Cela s'accorde avec un fait facile à observer : les ailes postérieures de diverses espèces, des Bourdons, en particulier, sont extrêmement réduites, et à leur réduction ne correspond pas la moindre augmentation compensatrice de la surface des ailes antérieures. Constatons, une fois de plus, que la conformation, l'existence même des organes n'implique pas leur fonctionnement, ni surtout leur utilité.

Les coaptations, toutefois, se présentent sous un troisième aspect, celui où deux parties homologues s'ajustent en un seul organe. Le prototype en est fourni par la spiritrompe des Lépidoptères, par les crochets des larves de Dytiques, de Fourmilion et autres. Nous avons vu précédemment que les deux maxilles symétriques des Papillons, creusés en gouttière sur leur face interne s'appliquent l'un contre l'autre et forment un long tube. Pour les larves de Dytique et de Fourmilion, ce sont le maxille et la mandibule du même côté qui s'ajustent en un tube. Ainsi conformés, ces Insectes seraient adaptés à sucer : certes, l'animal suce, car il ne peut faire autre-

ment sous peine de mort. Mais nous avons reconnu que cette conformation n'est qu'une infirmité. Tout Insecte est apte à sucer ; et quand il ne peut que sucer, c'est qu'il a perdu les moyens de broyer n'importe quel aliment. La prétendue adaptation à sucer est fort inutile, si remarquable qu'elle nous apparaisse.

En cela, elle se confond étroitement avec les autres coaptations. Celles d'entre elles qui semblent tout spécialement s'accorder avec un certain genre de vie n'apportent, en fin de compte, aucun avantage véritable. Le bouton-pression et les hamules en donnent une éclatante démonstration. Envisageant l'ensemble des coaptations des Hémiptères aquatiques, R. Poisson exprime très justement, en termes modérés, que l'on observe chez toutes « un véritable luxe de détails structuraux et il semble bien souvent que cette perfection même est disproportionnée à leur utilité, qui ne paraît pas d'importance capitale pour l'animal ». De son côté, Corset avoue qu'un très grand nombre d'entre elles sont indifférentes ; et il ne fait quelques réserves qu'en essayant de réduire la signification de résultats expérimentaux.

Peut-être convient-il d'ajouter à ces résultats la conclusion que suggère un examen comparatif de l'ajustement si précis qui unit les deux élytres de nombreux Coléoptères. Tandis que l'élytre d'un côté a un bord tranchant, en lame de couteau, l'élytre opposé forme une sorte de gaine dans laquelle la lame s'introduit. De prime abord l'utilité de cette coaptation n'apparaît guère. Au repos, les élytres reposent sur le thorax et l'abdomen ; au vol elles s'en écartent parfois. En aucun cas elles n'ont à résister à aucun courant, ni à aucun frottement comparable à celui de l'eau sur les élytres des Hydrocorises. Mais il y a plus ; cet ajustement existe chez des Coléoptères à élytres coriaces, il n'existe pas chez les Coléoptères à élytres molles : ce sont eux, pourtant, qui en auraient peut-être besoin.

L'indifférence, c'est-à-dire l'inutilité, est donc entière

et s'applique à tous les cas. Mais alors, ce luxe de détails structuraux, cette perfection, sont, en réalité une véritable imperfection, puisqu'elles résultent d'un travail morphogénétique en pure perte (1).

Tout de même, une correspondance si directe, un ajustement si étroit entre des parties qui se forment indépendamment les unes des autres n'en produit pas moins une impression singulière.

Sans nous arrêter à l'impression, source d'interprétations viciées à la base, envisageons les faits dans leur ensemble. Nous ne tarderons pas à distinguer deux groupes ; celui des formations homologues qui naissent, chez l'embryon, aux abords de la ligne médiane et convergent l'une vers l'autre ; et celui des formations non homologues, qui naissent à distance et ne se rejoignent que très tardivement.

Au premier groupe appartiennent, notamment, les pièces buccales des Arthropodes et les mandibules des Vertébrés. Les premières, tout au moins maxilles et mandibules, ne se soudent pas ; mais leurs indentations s'en-

(1) L'auteur d'un récent opuscule sur les *Etapes de la biologie* manifeste une benoîte admiration pour les coaptations (p. 119). « L'esprit se refuse, écrit-il, à n'y voir que le simple résultat d'une série de hasards dans les variations de l espèce. » Non sans naïveté, il donne un exemple « curieux ». Les pattes de la 3e paire des larves d'un Coléoptère lamellicorne sont de dimensions réduites et frottent contre le segment basal des pattes de la 2e paire, à la manière d'une guitare. Ce serait une adaptation à la manière de vivre en société de ces Insectes : le frottement produirait une stridulation, qui aurait pour effet — ou pour but — de rassembler les membres de la famille. Il est regrettable que cette interprétation charmante et simpliste soit en désaccord avec les recherches précises de HEYMONS : ces Insectes ne vivent pas en société ; la stridulation n'est qu'une réaction quelconque à des excitations quelconques venues du dehors. La disposition anatomique n'a donc aucune signification utilitaire. C'est en vain que la larve joue de la mandoline.

Ajoutons que l'opuscule, dans son ensemble, dénote une documentation hâtive et peu critique. L'auteur passe sous silence des travaux importants, tous ceux, entre autres, qui ont trait à la morphogenèse des végétaux et marquent une « étape » décisive dans le développement de nos connaissances sur les manifestations vitales.

grènent quand elles se rejoignent dans les moments où l'animal ne mange pas. Que l'engrènement soit utile, si peu que ce soit, ce n'est pas évident ; néanmoins ces parties se forment de manière indépendante. La trompe des Lépidoptères n'est qu'un cas particulier de ce mode de développement. Lui-même appartient au cas général de toutes les formations paires et symétriques, qui progressent vers la ligne médiane, où elles se rencontrent et se soudent. Les mandibules des Vertébrés en sont l'expression la plus visible. Ce cas est, en réalité, un processus embryonnaire très fréquent.

Le second groupe, celui des pièces non homologues, renferme les coaptations véritables. Il ressortit à un processus évidemment assez répandu, très spécial néanmoins. En chercherons-nous une explication ? Tout essai dans ce sens ne serait que verbal, tant il nous manque d'éléments. Certes, nous disposons de la ressource d'imaginer un but et de donner à cette hypothèse le sens d'une force créatrice ; mais l'hypothèse téléologique serait dénuée de fondement plus encore que toute autre. La preuve étant faite que ces coaptations ne répondent vraiment à aucune utilité, comment appuyer l'idée qu'une formation inutile répond à un but ? Sans utilité, il ne saurait y avoir de but. A moins que l'on n'admette une étrange fantaisie, une sorte de jeu, rejoignant le *lusus naturæ*, d'un emploi jadis si fréquent, qui dispense de toute réflexion comme de toute recherche.

Une seule chose est sûre : la morphogenèse ne résulte pas d'un modelage extérieur correspondant à une fonction déterminée ou aux rapports de l'organisme avec sa manière de vivre. La morphogenèse est l'un des aboutissants des processus complexes du métabolisme ; il faut la prendre dans son ensemble, sans s'arrêter à quelques cas particuliers qui nous intriguent plus que d'autres. A cet égard, rien n'est plus expressif que la conjonction des conduits génitaux mâles et femelles des Polystomes néoténiques, conjonction qui ne diffère pas essentiel-

lement d'une coaptation (1). Elle s'effectue d'une façon constante dans certaines conditions de nutrition ; et, si singulière soit-elle, elle ne répond à aucune nécessité.

En réalité le développement se fait par une intrication de processus physico-chimiques ; les éléments constitutifs interagissent de toutes les manières en fonction de l'état constitutionnel initial et des influences extérieures. L'analyse rencontre de très grandes difficultés. Toutefois, nous possédons des faits précis, tel que le rôle des substances nutritives sur la forme des végétaux ; ils indiquent la voie que doit suivre toute interprétation : et celle-ci sera rationnelle ou ne sera pas.

Prenons donc les coaptations pour ce qu'elles sont, c'est-à-dire pour des conformations d'apparence singulière et souvent très compliquée. Mais ne leur attribuons pas une valeur adaptative que les faits démentent. Ne voyons en elles, quant à la manière de vivre, que des conformations vraiment quelconques.

(1) Voir p. 97.

CHAPITRE VII

CONSÉQUENCES

L'ensemble des faits dont l'exposé précède permet d'envisager des conséquences et de tirer des conclusions.

1. — *Le postulat morphologique.*

Examinant en détail les solutions qui prétendent expliquer l'ajustement des formes aux moyens d'existence, nous avons reconnu qu'elles ne correspondent pas aux données du problème. Elles posent cet ajustement en fait, alors qu'il faudrait l'établir. Elles placent la morphologie à la base de leurs explications, négligeant toutes les autres manifestations vitales.

Cette grave erreur de méthode ressort en toute clarté de la tentative suprême que représente l' « adaptation statistique » sous son aspect lamarckien, que Lamarck désavouerait sans doute : rapprochant la forme et l'habitat, Cuénot tente de prouver que la multiplicité des coïncidences suffit à la démonstration. Mais il oublie de rechercher si le mode de fonctionnement des parties envisagées correspond à la manière de vivre. L'analyse détaillée que nous avons faite d'un certain nombre de dispositions donne à la statistique une signification toute autre. Loin de démontrer la coïncidence de la

manière de vivre et de la conformation, elle montre leur indépendance. Le cas de la palmure des pattes est particulièrement net : le pied palmé fonctionne de telle manière que la palmure est sans effet utile ; de plus, parmi les Oiseaux à pieds palmés, les uns sont des voiliers et non des nageurs, les autres sont des Oiseaux de rivage ou de régions humides qui, eux non plus, ne nagent pas.

D'autres considérations, dont une saine méthode exige l'emploi, sont également passées sous silence. En bref, l'argument statistique n'apporte aucun appui aux thèses morphologiques. Bien au contraire, utilisé en toute rigueur, il en montre la vanité.

Comment en être surpris ? Les théories morphologiques de l'adaptation partent d'un postulat, qui prend tournure de dogme. Par définition, tout organe s'ajuste aux conditions de la vie de l'organisme dont il fait partie, il est utile à cet organisme ; et tout animal ou toute plante est conformée en fonction de la vie qu'il mène. Ces prémisses établies, admises sans démonstration et sans discussion — ce qui est le propre d'un postulat, — il ne reste plus qu'à découvrir l'utilité de l'organe ou la conformation adaptative. On cherche donc, et l'on trouve presque toujours : il suffit de donner libre cours à l'imagination. Parfois, cependant, l'imagination est en défaut, et tel organe menace de rester sans attribution.

Alors intervient un postulat complémentaire : les organes représentatifs, qui seraient des rudiments d'organes, fonctionnels dans le passé. N'ayant plus que la valeur d'un souvenir, nombre d'entre eux apparaissent, puis disparaissent au cours même du développement embryonnaire. Les arcs aortiques des embryons de Vertébrés terrestres en sont l'un des exemples les plus connus : formations transitoires, ils ne fonctionnent pas, du moins on le suppose ; ce seraient des vestiges, rappels de la commune origine de ces Vertébrés et des Poissons.

D'autres persistent jusqu'à l'état adulte. Que les observateurs ne se privent pas d'imaginer leur valeur adaptative, nous en avons rencontré, chemin faisant, quelques preuves ; par la même occasion, nous avons indiqué sur quelle erreur de méthode reposent les interprétations. Il convient ici de montrer jusqu'où mène cette erreur.

Voici, par exemple, les Mammifères qui vivent dans les régions désertiques. Dans ces régions règnent, évidemment, des conditions différentes de celles qui règnent dans les régions non désertiques. On les qualifie de « spéciales ». En fait, ce sont les conditions caractéristiques de ces régions ; elles ne sont ni plus ni moins spéciales que les conditions qui règnent ailleurs, en altitude, dans la plaine, dans l'eau, etc. Toutes ont des particularités qui leur sont propres. Ce qui les distingue, c'est leur extension. Les régions désertiques frappent, justement, parce qu'elles sont relativement peu étendues. Il va de soi que les êtres qui les habitent ne ressemblent pas trait pour trait à ceux d'une autre région. S'ensuit-il que leur conformation s'ajuste à la vie désertique ? Certains Rongeurs, Gerbilles, Gerboises, Macroscélides, ont les membres postérieurs très allongés, l'allongement portant surtout sur le tarse ; les membres antérieurs, ceux des Gerbilles notamment, sont au contraire fort courts. Longueur excessive des pattes postérieures, brièveté parfois excessive des pattes antérieures améliorent-elles en quelque mesure l'existence dans les conditions ordinaires de l'habitat de ces Mammifères ? En vain se livre-t-on à des efforts d'observation et de réflexion, on ne parvient pas à trouver où réside la correspondance entre ces dispositions et cet habitat. On y parvient d'autant moins que d'autres Mammifères, vivant dans les mêmes conditions, Gazelles, Canidés, Félidés, Hérissons, divers Rongeurs ont les quatre membres de dimensions normales, ou, comme la Hyène, une disposition inverse des membres, les antérieurs plus longs

que les postérieurs. De plus, les Gerboises vivent aussi bien, suivant les espèces, en milieu de forêt ou de steppes qu'en milieu désertique (1). Constatons enfin, que les Kanguroos ont une conformation comparable et n'habitent pas spécialement des zones désertiques.

La disproportion des membres antérieurs et postérieurs serait une « adaptation au saut », comme si la vie dans certaines régions exigeait ce mode de locomotion. En réalité, cette conformation oblige l'animal à une gymnastique fort incommode : incapable de *marcher* sur deux pattes comme beaucoup d'Oiseaux et quelques Primates, il procède par bonds, les membres antérieurs ne jouant aucun rôle. Quand il s'arrête, il s'installe sur une sorte de trépied constitué par les tarses et la queue, ou bien il se couche. D'adaptation, on n'en aperçoit guère : l'animal se trouve dans l'alternative de progresser par sauts ou de rester sur place. Saute-t-il mieux que les quadrupèdes à appendices normaux ? Ceux-ci sautent fort bien, et d'autant mieux qu'après chaque bond, ils retombent sur leurs pattes antérieures et prennent un nouvel élan. Les bonds successifs d'un bipède dépourvu de ce point d'appui demandent, incontestablement, un plus grand effort.

En définitive, cette prétendue adaptation au saut, relative ou non à la vie désertique, se ramène à une double impotence : la brièveté des membres antérieurs, souvent peu fonctionnels, limite leur activité ; l'allongement des membres postérieurs, le réflexe qui oblige à sauter au lieu de marcher, compliquent l'existence sans apporter la moindre contre-partie.

La nécessité d'interpréter, en dépit de toute vraisemblance, une conformation dans le sens d'une adaptation morphologique ressort ici en pleine évidence ; rien ne souligne mieux l'action impérieuse, irrésistible, d'un postulat, mieux encore, d'une croyance.

(1) H. Heim de Balsac, *op. cit.*

Or, quelles que soient les formes que nous envisagions, l'analyse méthodique mettant en œuvre tous les faits aboutit à la même constatation : en regard de la manière de vivre, les formes sont tout à fait quelconques. Qu'elles fonctionnent bien, de façon simplement suffisante, qu'elles provoquent une gêne ou introduisent un danger : elles ne sont jamais un ajustement, pas même un début d'ajustement à un mode d'activité, à un habitat déterminé.

La conclusion s'impose, en dépit de tous les faux-fuyants, en dépit d'une fallacieuse statistique. Quel que soit l'organisme et son degré de complication anatomique, son métabolisme dépend étroitement de tous les composants, de toutes les influences du milieu. Des particularités du métabolisme, des conditions dans lesquelles il s'effectue résulte l'état constitutionnel. C'est un état qu'exprime aussi bien la forme que l'habitat et le mode de comportement. Par elles-mêmes, ces manifestations ne sont pas adaptatives ; seul, l'état constitutionnel — physico-chimique — s'accorde avec les conditions du milieu. Relativement à ces conditions, les conséquences de cet accord sont forcément quelconques.

2. — *Les variations du complexe organisme × milieu et les fécondations hétérogènes.*

Chaque modification qui intervient dans le milieu retentit aussitôt sur le métabolisme. Ces modifications sont d'origine diverse et je n'insiste pas ici à leur sujet. L'important est de comprendre que la répercussion se propage à chacun des éléments qui composent le complexe organisme × milieu ; aucun d'eux n'y échappe ; les éléments sexuels ne font pas exception. Dès lors, le résultat de la fécondation en sera souvent modifié.

Dans le cours normal des processus, ovule et spermatozoïde d'une même espèce se ressemblent de très près

quant à leur constitution physico-chimique ; et cette similitude assure la similitude des individus qui composent les générations successives d'une lignée. Cependant, sous des influences diverses, et parce qu'ils ne vivent pas constamment dans les mêmes conditions, la constitution physico-chimique des gamètes mâles et femelles diffère toujours, si peu que ce soit. Par suite, toute fécondation est une fécondation hétérogène ; la fusion des deux gamètes provoque des réactions « anormales » et détermine une constitution physico-chimique qui s'écarte de celle des ascendants. Souvent, l'écart est très faible et passe inaperçu pour tout observateur superficiel. Il n'en existe pas moins. Parfois, au contraire, l'hétérogénéité atteint un degré plus marqué. Et l'on peut, au microscope, en constater les effets. Au degré le plus accusé, on constate la disparition de certains des composants de la substance de l'un ou l'autre gamète, voire des deux gamètes. L'indication formelle en est fournie par les expériences qui mettent en jeu des gamètes d'espèces très éloignées, par exemple des ovules d'Oursin et des spermatozoïdes de Triton. Une fois engagé dans l'ovule, le gamète mâle se fond sans laisser de traces ; tout au moins, la masse du noyau disparaît. Inversement, l'union d'un ovule d'Oursin et d'un spermatozoïde d'Annélide polychète (Chétoptère), pratiquée par Godlewski, entraîne la désintégration des deux éléments.

Ce sont là, sans doute, des cas extrêmes. Mais ils se relient directement et fort étroitement aux cas où la destruction ne porte que sur quelques éléments. Ainsi, quand un spermatozoïde d'Oursin pénètre dans un ovule d'un Oursin d'espèce différente, une partie seulement du noyau mâle disparaît au cours de la première segmentation : Baltzer compte la suppression de 15 chromosomes sur 18 en fécondant *Strongylocentrotus lividus* par *Sphærechinus granularis* ; et Tennent voit l'élimination de la moitié des chromosomes du spermatozoïde de *Toxop-*

neustes inclus dans l'ovule d'*Hipponoë*. Parfois encore l'élimination porte à la fois sur une partie des chromosomes de l'ovule et du spermatozoïde. Ces cas se relient au cas général, où rien ne disparaît, mais où, suivant toutes probabilités, des modifications d'ordre physico-chimique des éléments constitutifs, sans entraîner la désintégration, changent les conditions de l'interaction.

Ces processus sont complexes. A cet égard, il convient de préciser que si, grâce à leurs propriétés optiques, les chromosomes se prêtent à l'observation, il n'en faut pas conclure que les autres composants des gamètes demeurent intacts. L'expérience de Godlewski, montrant la dégénérescence totale des deux gamètes unis, indiquerait, au besoin, que les chromosomes ne sont pas seuls en jeu.

Ce n'est pas tout encore. Pour montrer l'entière signification de l'hétérogénéité, il faut indiquer que l'action de l'ovule d'une espèce donnée sur le spermatozoïde d'une autre espèce, n'est pas exactement celle du spermatozoïde de celle-ci sur l'ovule de celle-là : l'ovule de *Strongylocentrotus* détruit partiellement le spermatozoïde de *Sphærechinus*, l'ovule d'*Hipponoë* le spermatozoïde de *Toxopneustes* ; mais la réciproque n'est pas vraie : le spermatozoïde de *Strongylocentrotus* et celui d'*Hipponoë* demeurent entiers et actifs dans les ovules de *Sphærechinus* et de *Toxopneustes*.

Enfin, dernier point d'importance capitale, l'interaction des gamètes change lorsque, ces gamètes demeurant comparables entre eux, le milieu subit une modification. Ainsi, tandis que, fécondant *Toxopneustes variegatus* par *Hipponoë esculenta* dans l'eau de mer *normale*, le spermatozoïde reste entier, il est partiellement éliminé quand la fécondation a lieu dans l'eau de mer légèrement acidifiée. On constate alors une différence notable dans le résultat morphologique : la larve n'appartient plus au type *Hipponoë*, mais au type *Toxopneustes*.

De ces faits, une conclusion ne se dégage-t-elle pas

comme d'elle-même ? L'hétérogénéité de toute fécondation ne conduit-elle pas à dire que la similitude physico-chimique de deux individus de même lignée n'est jamais complète, l'union des gamètes donnant constamment lieu à quelque réaction anormale ? Que ces réactions ne touchent pas toujours, ni souvent peut-être, l'intégrité des éléments, nous avons toutes raisons de le penser. Mais il suffit qu'elles entraînent des variations physico-chimiques, même légères, pour influencer l'ensemble des processus ultérieurs.

L'expérience de L. Reychler en fournit une autre indication. La fécondation des ovules après amputation du style provoque des variations : qu'est-ce à dire, sinon que le traumatisme modifiant le métabolisme, les conditions de nutrition changent, pour les ovules comme pour le pollen en voie de germination, et pour l'œuf dès le début de son développement.

Les choses se passent ainsi, sûrement, en toute occasion. Le moindre changement du complexe organisme × milieu retentit sur l'ensemble du développement et le retentissement sera d'autant plus marqué, qu'il interviendra à un moment plus voisin du point de départ : gamète, œuf, phases initiales. La modification se traduira dans l'agencement des parties, c'est-à-dire dans l'apparence morphologique.

3. — *Les systèmes anatomo-fonctionnels.*

Il importe, à cet égard, d'insister sur le fait qu'il ne s'agit pas, en l'occurrence, d'une modification locale. Les variations du métabolisme ne se cantonnent pas dans une région ou une autre de l'organisme, elles englobent l'organisme entier. Celui-ci, on ne saurait trop le redire, est un tout ; et il demeure tel à chaque instant de son existence. Dès ses débuts, quand il n'est encore qu'un œuf, l'interaction des substances qui le constituent éta-

blit l'unité fonctionnelle de l'ensemble, et l'on peut dire que cet ensemble forme un système cohérent de parties distinctes étroitement liées. A cette unité, le développement ne change rien d'essentiel. Quand, à l'œuf initial, succèdent deux cellules — deux blastomères — anatomiquement séparées, l'interaction ne cesse pas : les deux blastomères forment un nouveau système, un système en deux éléments anatomiques fonctionnellement unis, un système *anatomo-fonctionnel*. De celui-ci au précédent, le passage n'est pas subit ; c'est par une suite de processus successifs et qui s'engendrent que l'œuf, unité anatomique, se transforme en un organisme de deux cellules. On suit les manifestations extérieures de la transformation, on aperçoit les mouvements du noyau, les courants qui agitent le cytoplasme ; on voit la division se préparer, progresser et se terminer. Puis, une fois séparés, les deux blastomères s'écartent et se rapprochent alternativement : répulsions et attractions qui traduisent l'incontestable influence que chacun exerce sur son voisin.

La segmentation continue ; les cellules se multiplient et leur aspect change ; elles se différencient. Toutefois elles ne se disposent pas, les unes vis-à-vis des autres, d'une manière quelconque et comme au hasard. Tout d'abord elles s'ordonnent en une membrane, sphérique en principe ; l'ensemble qu'elles forment passe par les états bien connus de blastula, membrane en une seule assise de cellules, puis de gastrula, en deux membranes — deux feuillets — concentriques. Progressivement, chacun de ces deux feuillets se plisse ou bourgeonne par l'effet de l'incessante multiplication des cellules. Le développement se poursuit ainsi et l'organisme se complique.

Mais ce développement n'est pas, comme on se l'imagine volontiers, une progression continue, un mouvement régulier, constant et synchrone de parties qui se forment, s'accroissent et aboutissent à un état final.

Bien au contraire, les processus sont divers. Des plis et des bourgeons, simultanés ou successifs, qui se forment, les uns s'accroissent sans arrêts appréciables ; les autres marquent un temps de durée variable entre deux périodes d'activité ; d'autres encore régressent, plus ou moins tôt après leur naissance : en bref, les modalités les plus diverses se manifestent.

Pris dans le détail, le développement apparaît comme une intrication de processus multiples et variés, en voie de modifications incessantes. D'un instant à l'autre, l'organisme acquiert des parties nouvelles ou perd des parties précédemment acquises ; d'un instant à l'autre cet organisme diffère de lui-même. Le plus léger changement, la formation du moindre bourgeon ou du moindre pli modifie la structure anatomique et crée, pour les échanges, des conditions nouvelles, un mode fonctionnel nouveau. Chaque élément qui s'ajoute, en effet, prend part au métabolisme, en mêlant aux échanges les produits de son activité propre ; et tout élément qui disparaît enlève au métabolisme ce que précédemment il lui donnait. Cela revient à dire qu'à chaque instant, si bref soit-il, l'organisme représente un système anatomo-fonctionnel nouveau, avec ses caractéristiques propres qui le distinguent du système précédent dont il dérive ; à son tour il devient une condition du suivant. Dans cette incessante succession, les parties demeurent étroitement solidaires les unes des autres ; l'organisme ne cesse pas d'être un ensemble cohérent. Les transformations que l'on observe ne sont jamais des faits locaux ; parties intégrantes d'un système anatomo-fonctionnel, elles sont toujours les localisations des variations continues des échanges : c'est l'organisme entier qui change.

D'ailleurs, quand on y regarde de près, on constate aisément qu'une variation ne va jamais seule ; morphologiques ou fonctionnelles, d'autres l'accompagnent. Pour des raisons diverses, l'observateur les néglige ou ne leur accorde pas leur signification véritable ; son atten-

tion se fixe sur la variation la plus immédiatement perceptible, ou la plus importante pour l'organe qu'elle intéresse. Mais il est facile de se convaincre qu'elles sont solidaires, qu'elles font partie du même système anatomo-fonctionnel. La constance de leur association en fournit la preuve.

Les Mammifères ectromèles, par exemple, que caractérise l'absence totale ou partielle d'un segment de

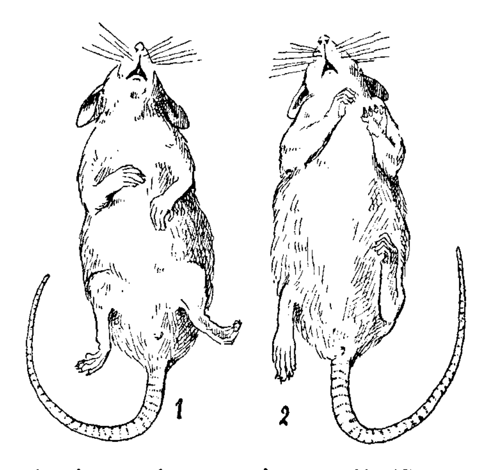


Fig. 48. — Souris normale ; 2, souris ectromèle (d'après Rabaud).

membre, ont, en outre, une fécondité limitée. Fréquemment aussi, ils sont polydactyles. L'absence d'un ou de plusieurs os n'est pas, comme le pensaient les anciens tératologistes, le résultat d'un arrêt de développement, processus local ; elle est un changement de l'évolution du squelette des membres sous une influence qui intéresse l'organisme entier. Dans le cas des Souris ectromèles (Fig. 48), le tissu embryonnaire qui se transforme normalement en tissu cartilagineux, auquel l'os se substitue, donne naissance à une corde fibreuse qui

s'attache aux deux extrémités du péroné (Fig. 49). Le « développement » du tibia ne s'est pas arrêté ; mais il a suivi une marche inaccoutumée : cela seul implique un changement du métabolisme de l'animal. Dès lors, la polydactylie et la fécondité limitée dépendent elles aussi de ce métabolisme ; elles en dépendent directement. Elles ne sont point corrélatives l'une de l'autre et de telle sorte que l'ectromélie provoque la stérilité relative

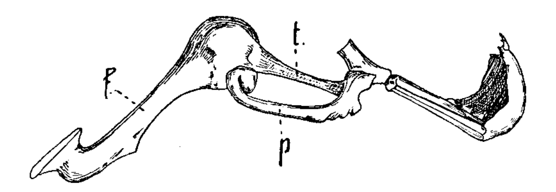


Fig. 49. — Squelette de la patte anormale.
f, fémur ; *p*, péroné ; *t*, tibia (d'après A. Hovelacque).

et celle-ci la polydactylie ou inversement. Toutes trois dérivent au même titre, et directement, du même état constitutionnel ; elles en sont des manifestations localisées : leur corrélation est indirecte.

Autre exemple : les Carpes-miroir et les Carpes-cuir s'écartent du type de l'espèce *Cyprinus carpio* par la raréfaction ou la disparition presque totale des écailles. Cette variation, particulièrement frappante, s'accompagne d'une modification très nette des contours extérieurs du corps et d'un accroissement marqué de la musculature. En outre, la vessie gazeuse est modifiée, à des degrés divers, chez un grand nombre d'individus : son lobe postérieur se réduit, et disparaît (V. Fig. 25). D'évidence, le lien qui unit ces particularités est d'ordre métabolique. Le Poisson tout entier est modifié ; il constitue un système anatomo-fonctionnel différent du système commun ; et cette modification d'ensemble se traduit morphologiquement par diverses localisations.

De même en est-il de tous les cas que les auteurs dénomment « anomalies multiples ». Dans la mesure où n'intervient aucune action mécanique — compression, striction, traction —, il s'agit de localisations morphologiques plus ou moins nombreuses d'un état constitutionnel donné. Le fonctionnement général de l'organisme entier est modifié. Ces exemples rejoignent ceux que nous avons déjà examinés à propos des mutations (1).

Une conséquence en découle, qui a directement trait à notre objet : ces localisations diverses, caractéristiques des systèmes anatomo-fonctionnels successifs, sont-elles, par elles-mêmes, des adaptations à un certain mode d'existence ? Les Souris ectromèles naissent dans un élevage où les conditions de vie demeurent constantes ; les variations qui se produisent ne correspondent donc, de ce point de vue, à aucun changement. De leur côté, Carpes-cuir et Carpes-miroir apparaissent dans les conditions de vie habituelles. Rien n'implique, à cet égard, ni la réduction du nombre des écailles, ni la modification des contours extérieurs, ni l'accroissement de la musculature, ni la structure de la vessie gazeuse. Dans tous les cas, la variation initiale porte, sans conteste, sur le métabolisme et ne peut porter que sur lui. Bien que l'alimentation, l'aération, les soins dans leur ensemble restent comparables, tel incident survient, inaperçu, voire imperceptible aux yeux de l'observateur, qui suffit pour provoquer un changement du régime des échanges de l'animal avec le milieu. Et tandis que rien ne change dans l'apparence extérieure des parents, les gamètes ou l'œuf en subissent le contre-coup ; un état constitutionnel nouveau en résulte pour les descendants et, avec lui, la suite des systèmes anatomo-fonctionnels caractérisés par diverses localisations morphologiques et par certains modes de fonctionnement.

(1) Voir p. 40.

Or, ces descendants naissent et se développent dans les conditions du milieu où vivent les parents ; dès lors, rien n'indique que ces localisations nouvelles — ces systèmes anatomo-fonctionnels — soient adaptatives relativement à quelque particularité du milieu. Toute indication de ce genre existe d'autant moins que, dans le même élevage et au même moment, naissent d'autres souriceaux et d'autres alevins qui ne diffèrent pas de leurs ascendants d'une manière appréciable. Sans la moindre discussion, les modifications constatées sont, quant aux conditions d'existence, tout à fait quelconques. Elles se rapportent, exclusivement, au métabolisme, à un changement d'équilibre d'échanges entre l'organisme et son milieu : tout nous ramène, constamment, à cette constatation et à cette conclusion.

4. — *La non-nocivité.*

Alors se pose une autre question : qualifierons-nous ces variations de « mutations » ou de « fluctuations », de discontinues ou de continues ?

A vrai dire, l'intérêt de la question paraît médiocre. Discontinues ou continues, ni les unes ni les autres, nous y avons insisté (1), ne sont adaptatives quant au mode d'existence. En face d'une variation, une seule chose importe : est-elle ou n'est-elle pas héréditaire ? Et il suffit de rappeler que, sous certaines conditions, une variation s'installe et s'accentue d'une génération à l'autre. Telle la subpersistance du feuillage, sous l'action continue d'un climat ; telle aussi la panachure du pelage, ainsi que Cuénot l'a montré, à la suite de croisements successifs. L'amplitude initiale ne change rien au résultat : nombre d'anomalies, variations « brusques », disparaissent avec les individus.

(1) Voir p. 29.

Les étiquettes sont dangereuses si elles prétendent recouvrir autre chose qu'une apparence superficielle. Gardons « mutation » si elle implique l'hérédité, et « fluctuation » si elle l'exclut. Eliminons « somation », qui renferme une hypothèse et lui donne allure d'un fait ; négligeons « accomodat », disgracieux et qui implique une interprétation mal fondée sur la valeur de fluctuations morphologiques. Ces scories rejetées, essayons d'aller au fond des choses ; envisageons l'être vivant, non seulement en surface et quant à sa forme, mais aussi quant à son activité fondamentale. L'essentiel est d'examiner et de comprendre dans quelle mesure formes nouvelles et modes de fonctionnement nouveaux s'accordent avec la manière de vivre qui est celle de leurs ascendants.

A cet égard, les deux cas particuliers qui nous servent d'exemple permettent de répondre, et nous l'avons indiqué. Les Carpes-cuir et les Carpes-miroir correspondent au cas le plus favorable. Les différences qui les séparent de leurs ascendants, si marquées soient-elles dans leur expression morphologique, ne créent aucune difficulté dans les manifestations vitales. Les Poissons « anormaux » vont et viennent avec la même aisance que les « normaux », rien dans leur attitude ne traduit la moindre gêne ; leurs échanges s'effectuent de façon satisfaisante, ainsi que le prouve la marche de leur développement et leur activité normale.

En revanche, les Souris ectromèles correspondent à un cas beaucoup moins favorable, presque directement opposé. Soumises aux mêmes conditions d'existence que les Souris normales, leur activité est nettement diminuée par la structure du squelette de leurs pattes postérieures. L'articulation du genou étant réduite à un ligament souple, la jambe ne joue plus sur la cuisse : par suite, l'animal ne se déplace qu'avec une certaine difficulté; il s'appuie sur l'extrémité distale du fémur et marche en traînant l'abdomen : l'impotence fonctionnelle apparaît clairement. La polydactylie n'aggrave en rien l'infir-

mité ; elle n'a, à cet égard, aucun intérêt. Bien que diminuée, la fécondité demeure suffisante ; la « mutation » se perpétue. L'essentiel réside dans la gêne apportée à la locomotion. Ce n'est, évidemment, qu'une gêne ; mais il faudrait peu pour qu'elle devienne un obstacle insurmontable. Survienne une accentuation légère de l'impotence, et l'animal ne se déplacera plus qu'en se traînant, qu'en rampant, ou en bondissant sur l'abdomen ; tout déplacement ainsi rendu très difficile réduit les possibilités d'alimentation et voue l'animal à une mort très prématurée.

La disparition du tibia place donc la Souris, non dans les pires conditions d'existence, mais *aux confins du pire.* Loin de retirer de sa conformation le moindre avantage, l'animal en éprouve de graves inconvénients. Toutefois, cette conformation n'est pas absolument nuisible, et l'animal continue de vivre d'une vie précaire.

Il importe précisément d'insister sur ce que l'on pourrait appeler le « Principe de non-nocivité », qui est de pure évidence : Un organisme ne vit que si le système anatomo-fonctionnel qu'il représente au moment considéré reste, si peu que ce soit, en deçà du pire, en deçà du degré fatal, de la nocivité même.

5. — *Organes inutiles et organes rudimentaires.*

Dès lors, en présence de toute conformation, de tout organe, ne nous demandons pas quelle est son utilité, ne cherchons pas à quelle manière de vivre il répond. Sachons que l'existence de cette conformation — ou de cet organe — ne prouve nullement son utilité. Chemin faisant, nous avons rencontré nombre de conformations qui, sans discussion possible, ne jouent pas le rôle que, jugeant sur les apparences, les naturalistes leur attribuent. L'étude de la préhensilité et de la préhension, par exemple, nous a fait constater que les appendices les

plus nettement « préhensiles » à notre jugement, chez les Vertébrés aussi bien que chez les Arthropodes, sont fonctionnellement incapables de saisir. En somme, nous avons constaté que le jeu des organes ne dépend pas de leurs particularités morphologiques ; qu'il dépend des réactions de l'animal vis-à-vis des excitations extérieures. Cela pourrait s'exprimer en termes anthropomorphiques, en disant que l'animal utilise ses organes comme il peut et n'en tire pas toujours tout le parti possible.

Souvent, d'ailleurs, nous nous trouvons en présence de complications fort inutiles, qui entraînent, par cela même, un certain degré de nocivité : leur formation implique une dépense d'énergie en pure perte. La vessie gazeuse des Téléostéens appartient, nous l'avons vu, à cette catégorie. Elle n'est, aux Poissons, d'aucun secours. L'étude comparative et l'expérimentation s'accordent et montrent qu'elle n'aide ni aux déplacements verticaux ni à l'équilibre ; elle ne facilite pas le mode d'activité. En certaines circonstances même, la vessie close devient un danger en obligeant le Poisson à flotter en surface, couché sur le côté, incapable de se redresser. Que ces faits aient une apparence paradoxale, peut-être : ce sac volumineux, gonflé de gaz, à structure parfois compliquée, exerce, évidemment, une vive influence sur l'imagination ; il faut pourtant s'incliner devant la réalité : la suppression de la vessie gazeuse ne change rien à l'attitude, à l'allure, en un mot au comportement des Poissons. Notre tort consiste à décider qu'un organe, parce qu'il existe, joue un rôle, au moins utile, dans l'existence de l'organisme. En fait, il n'est parfois qu'une complication anatomique quelconque ; son développement et les processus fonctionnels divers exigent une dépense d'énergie, dépense sans profit comme sans compensation.

Les exemples en sont nombreux. Le pistil des plantes angiospermes n'est pas le moins remarquable. Que l'existence du style qui prolonge l'ovaire ne soit pas indispen-

sable à la fécondation, il s'ensuit que la structure de l'ovaire n'ajoute rien aux possibilités de reproduction ; les ovules mises à nu aboutiraient au même résultat, comme y aboutissent celles des Gymnospermes. Le travail dépensé pendant la croissance de l'ovaire et la formation du style n'est que du travail perdu sans contrepartie : cette perte, là comme ailleurs, nuit, si peu que ce soit, à l'ensemble de l'organisme.

C'est encore une dépense inutile d'énergie que l'on constate chez les animaux et les végétaux qui produisent d'innombrables éléments sexuels. La perte s'accroît quand les larves passent d'un hôte à l'autre, car la majorité périt avant d'aboutir. Du point de vue morphologique ou fonctionnel, force est bien de conclure que, loin de correspondre à une adaptation, ces productions excessives traduisent plutôt un défaut d'adaptation. Nous les comprenons mieux du point de vue métabolique qui n'implique nullement que l'adaptation soit une économie — c'est-à-dire un ajustement ou un avantage — et n'envisage qu'un équilibre d'échanges.

Une précision ici s'impose. Certains organes existent dont la suppression expérimentale n'entraîne aucun trouble apparent ; l'activité de l'animal continue sans modification appréciable. Nous tenons ces organes pour inutiles ; et les tenir pour tels ne s'écarte pas sensiblement des faits. Aux exemples qui précèdent, bien d'autres s'ajouteraient : l'appendice iléo-caecal, si fréquemment amputé chez l'Homme, et les amygdales semblent apporter plus de risques que d'avantages. La vésicule biliaire manque chez plusieurs espèces de Mammifères, notamment chez la plupart des Rongeurs ; elle existe ou fait défaut selon les individus d'une même espèce telle la Girafe.Son absence a été constatée chez l'Homme ; quand elle existe, souvent obstruée par des calculs elle est fonctionnellement supprimée ; son ablation n'entraîne pas avec elle de trouble appréciable.

L'amputation de l'appendice caudal des Mammifères ne provoque aucune conséquence sensible ; d'ailleurs, chez certains d'entre eux, les Ovidés par exemple, la queue pend inerte et non fonctionnelle. La palmure des pattes de nombreux Vertébrés aquatiques, la crête des Coqs, les pendeloques des Dindons et tous ces « accessoires » anatomiques souvent qualifiés d'ornementaux, n'ont aucun rôle « utile » appréciable.

La glande uropygienne des Oiseaux mérite une mention spéciale. Elle a été bien étudiée par plusieurs physiologistes, notamment par P. Paris (1) qui confirme et précise les résultats obtenus avant lui. C'est une glande située immédiatement sous la peau, au niveau du croupion ; son importance varie suivant les espèces, elle manque même chez un certain nombre d'entre elles (Podarges, divers Perroquets, Nandou, etc.). Quand elle existe, son poids rapporté à 1 kilogramme d'Oiseau passe de 3 gr. 250 (Pingouin) à 0 gr. 014 (Engoulevent), avec une série d'intermédiaires. Cette glande sécrète un produit de consistance et d'aspect cireux. Au dire de la plupart des auteurs, ce produit servirait à lustrer les plumes et à les rendre imperméables à l'eau. En réalité, l'activité sécrétoire ne suffirait pas à cet usage ; d'ailleurs, l'enduit des plumes n'a pas la même composition chimique. Souvent, en outre, à mesure que l'Oiseau vieillit, l'évacuation se fait mal, l'orifice de la glande s'obstrue, la glande elle-même s'atrophie, sans que l'état général s'en ressente. Son ablation expérimentale ne produit pas d'effet appréciable sur la croissance de l'Oiseau, sur l'état et la mue du plumage, sur son imperméabilité. Il faut ajouter que la glande apparaît, sous forme d'ébauche, à une phase précoce du développement embryonnaire, même chez les Oiseaux qui, adultes, n'en possèdent pas.

Pour lui trouver une signification utilitaire, une seule

(1) P. Paris, Recherches sur la glande uropygienne des Oiseaux. *Arch. de Zool. exp. et gén.*, 1913.

ressource reste, que les auteurs ne négligent pas : la glande uropygienne serait une glande odoriférante, analogue à la glande du musc ; elle serait un « moyen de défense ». Interprétation tout arbitraire, que contredisent l'absence de glande chez de nombreux Oiseaux, son volume extrêmement réduit chez d'autres — et que ne soutient aucun fait positif. Il faut donc l'ajouter, sans hésitation, à la série d'organes inutiles ; elle y trouve place à côté de la vessie gazeuse des Poissons téléostéens, et des diverses coaptations.

Mais il ne suffit pas de constater l'inutilité. Tous ces organes, importants ou non par leur volume, occupent une place dans l'organisme : équivaudraient-ils à des corps étrangers simplement inertes ? L'équivalence ne paraît guère vraisemblable. Les tissus qui les forment sont des tissus vivants, ils font partie intégrante d'un système anatomo-fonctionnel. Au même titre que les autres organes, ils sont le résultat des conditions du métabolisme à un moment donné.

Ce qu'il faut voir, en réalité, c'est que toute formation appartient à plusieurs systèmes successifs, soit que son aspect extérieur ne change pas, soit qu'elle disparaisse progressivement, soit encore qu'elle se développe et se maintienne jusqu'au système correspondant à l'état adulte. La vessie gazeuse des Téléostéens, par exemple, se rapporte à cette dernière éventualité.

Bien d'autres passent d'un système à un autre sans subir de changements marqués, donnant l'impression d'un organe arrêté dans son développement. L'opinion courante, qui les qualifie d'organes « rudimentaires », de vestiges représentatifs d'un état ancestral, admet par prétérition leur inutilité actuelle. La glande pinéale en serait un exemple. Les arcs aortiques des embryons de Vertébrés terrestres en seraient un autre ; les uns disparaissent, les autres se transforment, c'est-à-dire que des organes nouveaux se constituent à leurs dépens ; mais

tous font partie d'une série de systèmes anatomo-fonctionnels qui s'engendrent et se succèdent.

Pour tous, quels qu'ils soient, l'épithète d'organes rudimentaires ou représentatifs correspond à une interprétation inexacte, issue d'une hypothèse mal fondée. Au moment où ils apparaissent, ils appartiennent à un ensemble morphologique et fonctionnel qui traduit l'état constitutionnel de l'organisme au moment considéré. Leur sort ultérieur dépend des changements physico-chimiques qui se succèdent et correspondent à autant de systèmes anatomo-fonctionnels distincts. Un moment vient où, sans cesser de croître, la croissance relative de certains d'entre eux devient très lente. Dès lors, ils n'atteignent pas le volume — ni toujours la différenciation — qu'atteignent des parties homologues chez d'autres animaux à une phase correspondante ; comparativement, ils paraissent rudimentaires. D'autres acquièrent l'apparence d'un organe « normal » doué d'une activité physiologique. Ceux-ci comme ceux-là fonctionnent-ils en tant qu'organes ? Ce n'est ni certain ni probable. La vessie natatoire est, à cet égard, particulièrement instructive. Telle qu'elle se présente chez le Poisson adulte, elle évoque un fonctionnement très actif et constant. Or, nous avons constaté son inutilité ; sa présence ou son absence ne changent rien aux déplacements du Poisson. En réalité, elle ne fonctionne pas en tant que vessie gazeuse, sac fibreux et musculaire très vascularisé se remplissant de gaz sous pression ; elle n'a aucune valeur physiologique. S'ensuit-il qu'elle soit l'équivalent d'un corps inerte ?

La question se pose pour une série d'autres organes, l'appendice iléo-caecal, les amygdales, la glande uropygienne, etc. : inutiles ? sans doute ; inactifs ? sûrement non. Tout composant d'un organisme, la moindre cellule, intervient forcément dans le métabolisme et prend une part immédiate à l'ensemble du fonctionnement. Celui-ci est une résultante qui dépend

du nombre, et surtout de la nature des éléments. Quels qu'ils soient, ceux-ci participent aux échanges. Des vaisseaux qui les irriguent, ils retirent des matériaux ; autour d'eux ils déversent les produits de leurs sécrétions. Ils prennent et donnent ; par là même ils exercent une action sur l'organisme entier et contribuent à l'équilibre des échanges entre cet organisme et le milieu. Ils ont une incontestable activité. Mais cette activité de toute cellule, inhérente à son existence même, ne saurait se confondre avec le fonctionnement de l'organe dont elle fait partie. C'est ainsi que les échanges d'une fibre musculaire et les contractions de cette fibre sont deux choses distinctes, les échanges ont lieu quelles que soient les attaches de cette fibre, la fréquence de ses contractions et les mouvements qu'elles déterminent ; c'est ainsi que les cellules des tissus qui forment la paroi de la vessie gazeuse prélèvent et rejettent leurs produits dans le milieu intérieur, bien que l'organe qu'elles forment par leur association avec d'autres cellules semblables ou différentes ne soit pas lui-même fonctionnel.

Les conséquences de cette distinction, évidente par elle-même, ressortent aussitôt. La suppression d'un élément quelconque du corps d'un être vivant modifie le fonctionnement d'ensemble du système que représente cet être. Dès l'abord, une perturbation s'ensuit ; mais souvent, après un temps, s'établit un équilibre nouveau, parfois assez peu différent du précédent pour que l'observateur ait l'illusion que rien ne change.

Les choses ne se passent-elles pas ainsi après section de l'appendice, comme après celle des amygdales ? Ce que ces parties abandonnaient au sang et à la lymphe manque désormais ; en revanche, ce qu'elles prélevaient dans le milieu circulant y demeure et porte son action ailleurs : le système anatomo-fonctionnel a changé ; mais rien n'en résulte de fâcheux : l'organisme continue de vivre ; il vit aussi bien, peut-être mieux ; en tout cas, d'une autre manière.

A titre de comparaison, fort expressive, on pourrait opposer les parois de l'estomac à l'estomac lui-même. L'estomac reçoit tous les aliments absorbés ; il les mallaxe et les conduit dans l'intestin grêle. Indépendamment des contractions musculaires, fonction propre de l'estomac, les cellules qui tapissent ses parois sécrètent des sucs qui imprègnent les aliments et leur font subir des modifications chimiques. Les cellules ne sécrètent que dans la mesure où le réseau vasculaire leur apporte diverses substances. En outre, une partie de la sécrétion, déversée dans le sang, contribue aux processus complexes de la digestion.

Or, la suppression de l'estomac s'impose parfois. La gastrectomie a-t-elle pour l'individu des conséquences funestes ? Les faits prouvent que non. Remis du choc de l'intervention, l'opéré continue de s'alimenter, de digérer et de vivre ; les aliments passent directement de l'œsophage dans l'intestin grêle : la poche stomacale, relai dans le trajet des aliments, apparaît donc comme un organe très près de l'inutilité ; il n'est pas un organe vital. Toutefois la disparition des cellules qui la tapissaient provoque une perturbation ; puis un nouvel équilibre s'établit : le transit des aliments et la digestion ne se font plus de la même manière. L'estomac représente donc deux parties distinctes, la poche elle-même dont la suppression n'a pas d'importantes conséquences, et la sécrétion des parois dont l'absence entraîne des troubles passagers. Ceux-ci marquent la transition d'un équilibre à l'autre.

Rien ne précise mieux la dualité qui s'établit parfois entre l'activité fonctionnelle d'un organe et celle des tissus qui le forment : elle fait ressortir des processus, bien plus discrets en d'autres circonstances. Des cellules existent, importantes par leur nombre, par l'abondance des sucs qu'elles élaborent, qui puisent dans le sang une grande quantité de matériaux et lui en rendent une partie sous une autre forme : ce travail intense, ces échanges actifs ne laissent, en disparaissant, qu'un trouble sans

conséquences durables : un nouvel équilibre s'établit.

Ainsi se comportent bien des éléments cellulaires, moins importants par leur masse ou leur activité. Qu'il s'agisse d'amygdales, d'appendice iléo-cæcal, de vessie gazeuse, de palmure des pattes ou de tout autre, l'organe appartient à un système anatomo-fonctionnel ; il correspond donc à un certain équilibre d'échanges, il intervient dans le métabolisme du système ; sa suppression entraîne l'installation d'un autre équilibre. Le passage de l'un à l'autre implique une période de perturbation, plus ou moins sensible et plus ou moins longue. Mais que ce changement s'établisse sans dommage, et que le nouvel équilibre ne diminue pas la possibilité de vivre, qu'il en soit ainsi, permet de dire que ces organes appartiennent à la catégorie des complications anatomo-fonctionnelles ne correspondant à aucun « besoin », à aucune nécessité. Les qualifier d'inutiles n'est donc pas s'écarter des faits. Le tout est de comprendre ce qu'ils sont exactement et quelle est leur très grande importance pour le problème de l'adaptation, qui se confond avec celui de l'évolution.

Qu'elles ne correspondent à aucun besoin signifie, sans conteste, que la formation et le développement de ces complications représente un travail énergétique en pure perte. Encore cette perte ne crée-t-elle aucun danger immédiat. Or ce danger existe en d'autres cas. Faut-il rappeler les bulles hypertrophiées des Rongeurs désertiques à parois osseuses extrêmement minces, si directement placées sous la peau que le moindre choc risque de provoquer une hémorragie mortelle ? Le risque place, de façon permanente, ces Rongeurs aux limites du pire. Et n'est-ce pas de semblable manière qu'il faut comprendre les « spécialisations » auxquelles les naturalistes attachent une si grande importance ? La spécialisation serait, à leurs yeux, la caractéristique même de l'adaptation morphologique : en se « spécialisant », l'animal s'ajusterait

de la façon la plus complète aux conditions de son existence ; et il serait étroitement lié à elles.

Or, nous l'avons vu, spécialisation implique infirmité, qui met parfois l'animal en mauvaise posture. La « spécialisation » des Cétacés à une vie exclusivement aquatique les livre sans défense à un échouage sur la côte, et ne leur procure aucun avantage. Ils vivraient aussi bien sans quitter la haute mer, s'ils avaient, comme les Phoques, le moyen de se déplacer, bien ou mal, sur la terre ferme.

La « spécialisation » qui aboutit à l'armure buccale de divers Insectes n'a pas, non plus, pour effet de procurer le moindre avantage. Contraint à un régime alimentaire strict, le Papillon est, à sa manière, un impotent qui risque de mourir de faim là même où sa larve et bien d'autres Insectes trouveraient leur nourriture.

Et l'absence de toute armure buccale chez le Fourmilier donne prise aux mêmes considérations. Cette manière de s'adapter aux circonstances en perdant toute possibilité de tirer parti de ces circonstances a donc pour effet d'augmenter les obstacles et de créer des risques de mort. Une adaptation morphologique véritable, s'il en existait une, ne saurait aboutir à de si fâcheuses conséquences.

Nous voici donc ramenés, constamment et sans cesse au métabolisme, seul responsable de l'établissement d'un équilibre d'échanges qui détermine la survivance des organismes. L'équilibre établi, dès les premiers moments de l'existence, l'organisme se développe et des organes se forment : nous avons maintenant l'assurance qu'avant de chercher l'utilité de ces organes, il faut d'abord constater qu'ils ne sont pas irrémédiablement nocifs.

En réalité, les parties qui se forment au cours du développement d'un organisme quelconque n'ont pas, toutes, la même valeur relative ; elles ne sont pas, toutes, une condition nécessaire à la suite des événements. Le développement s'effectue suivant une succession de condi-

tions, les unes tenant à l'organisme, les autres aux influences extérieures ; toutes les parties apparaissent en fonction de ces conditions, et nullement en fonction d'un effet à produire, — d'un but à atteindre — qui serait, notamment, la mise en accord de l'organisme avec le milieu dans lequel il évolue.

Evidemment, la production d'un organisme vivant et sa persistance supposent l'existence et la réunion de certains éléments fondamentaux. Et de ces éléments on peut dire, en un sens, qu'ils sont utiles, voire indispensables puisque, sans eux, l'organisme ne serait pas : encore faudrait-il montrer que l'existence même de cet organisme répond à une nécessité quelconque.

Ces éléments fondamentaux mis à part, tous les autres sont contingents. Quels qu'ils soient, et quel que soit leur nombre, leur réunion n'aboutit jamais à la prétendue harmonie, qui serait le fonctionnement parfait. Les parties qui se forment ne fonctionnent pas, forcément, avec une grande activité ; et, même, leur activité n'est pas forcément celle que semble indiquer leur situation et leur forme — tels les yeux à pouvoir visuel réduit ou nul, et tant d'autres auxquels on attribue un mode de fonctionnement et un rôle, sans autre preuve que leur structure anatomique et leur position topographique.

En définitive, ce que nous appelons « organisme normal » n'est qu'un concept sans réalité. Le fonctionnement des parties n'est jamais vraiment coordonné ; il y a le pire, celui des « monstruosités », qui s'arrête de façon précoce, souvent très précoce ; il y a le suffisant, qui dure un certain temps. Entre les deux se placent tous les degrés.

Au demeurant, parmi toutes les parties qui se forment, beaucoup ne sont que des complications, inutiles à la marche des processus vitaux. Si elles ne créent pas, pour l'organisme, un danger immédiat, elles l'encombrent, aussi bien par leur masse même que par les produits de leur activité ; plus ou moins vite, suivant les individus elles conduisent au vieillissement.

6. — *L'apparente diversité des formes.*

Comment comprendre alors l'apparition des formes convergentes ? Longtemps elles ont servi d'argument en faveur d'une adaptation morphologique aux conditions du milieu ou à la manière de vivre. L'existence d'organes fort semblables d'aspect, chez des animaux très différents, suggère évidemment l'idée de besoins analogues, sinon communs.

A. — *Rôle du système nerveux.*

Or, nous avons vu, notamment à propos des appendices « préhensiles », que la forme n'implique pas le fonctionnement ; que celui-ci dépend, avant tout, des réactions de l'animal aux excitations du dehors ; il dépend donc du système nerveux. C'est à lui qu'il faut toujours en venir : une forme ne vaut que dans la mesure où le système nerveux la mène, évidence trop souvent méconnue. Le Rongeur appréhende avec ses deux pattes antérieures agissant de concert, alors que chacune, isolément, est incapable de saisir ; mais, à l'opposé, l'Oiseau, le Batracien, munis de doigts longs, libres et flexibles n'en font pas usage préhensile ; ni davantage le Paresseux qui s'accroche aux branches avec ses doigts et arrache le feuillage avec la bouche.

Toutes les conformations, quelles que soient leurs apparences, sont ainsi étroitement liées aux réflexes de l'animal. Cette prépondérance du système nerveux ressort avec netteté de l'opposition entre le comportement préhensile de divers Serpents. Tous s'enroulent, mais tous ne s'enroulent pas autour de leur proie. Les Vipères se bornent à saisir avec les mâchoires, tandis que certaines Couleuvres, après avoir happé avec la bouche, enveloppent leur proie et la serrent avant de l'avaler. De

même, les Serpents ne grimpent pas tous aux arbres, bien que tous, anatomiquement, se ressemblent de très près. Ainsi, l'utilisation de la flexibilité varie selon les espèces ; les réponses aux excitations du dehors diffèrent, en dépit de la similitude des formes.

Considérons aussi la démarche des Oiseaux. A de très rares exceptions près, ils se tiennent sur leurs pattes et marchent ou grimpent. Or, tandis que les Passériformes avancent par sauts successifs, les deux pattes demeurant parallèles comme si l'articulation coxo-fémorale ne jouait pas ou jouait peu, les Gallinacés, les Palmipèdes, les Echassiers lancent une patte en avant et s'appuient sur l'autre, alternativement, à la manière des Primates. Rien, dans la conformation des pattes, ne justifie cette différence. Il faut la ramener aux réflexes qui, très vraisemblablement, ont le même point de départ chez tous, mais qui, chez tous, ne fonctionnent pas de la même manière.

D'autres Oiseaux grimpent ; et rien n'est plus curieux que de voir un Grimpereau s'élever sur un tronc d'arbre tout en tournant. Il faut considérer que ces Oiseaux s'accrochent constamment à des parois verticales ou peu obliques, bien que la conformation de leurs pattes ne diffère pas essentiellement de celle des Passériformes, qui se posent sur des branches horizontales. D'ailleurs, il n'est pas exceptionnel qu'un Moineau s'agrippe à un tronc d'arbre ; mais il ne conserve guère longtemps cette position et ne grimpe pas. Rappelons, enfin, que les pattes des Martinets, qui permettent un accrochage sur les saillies des murs ou des rochers sont impropres à la marche, voire à la station debout : et rien, dans leur conformation, ne révèle cette incapacité.

Les Mammifères fournissent des faits analogues. Nous avons vu que divers Rongeurs et Marsupiaux, obligés par la brièveté de leurs pattes antérieures à la marche bipède, progressent par sauts. Mais la longueur de leur corps, celle de leurs tarses, que ne compense pas la

flexion du fémur sur le tibia, les condamne à un perpétuel travail d'équilibre. Pourtant, rien dans la structure anatomique ne s'oppose à une marche bipède comparable à celle des Primates. Ils progressent comme d'autres Rongeurs quadrupèdes, tels les Léporidés, qui ne marchent pas, mais sautent sur leurs quatre pattes : à la brièveté des membres inférieurs des Gerboises et des Kanguroos ne correspond donc pas une variation « adaptative » du jeu des réflexes.

Citons enfin les *Anabas*, ces Poissons singuliers, qui sortent de l'eau et se déplacent sur le rivage. Leur corps, latéralement comprimé et fort étroit, leurs appendices particulièrement brefs ne les prédisposent guère à ce mode de comportement ; ils se déplacent sans facilité, et ce ne peut être qu'une réaction du système nerveux, en évident désaccord avec la forme des contours extérieurs.

Nous multiplierions à l'infini des faits analogues mettant en pleine lumière la discordance, au point de vue fonctionnel, du système nerveux et de la disposition des organes. Ce qui importe, ce sont les différences de réaction, ou les différences de connexions nerveuses, tantôt les unes, tantôt les autres, au gré des cas particuliers.

De l'ensemble, une notion se dégage, sur laquelle il convient d'insister. Qu'à une apparente adaptation morphologique corresponde une inaptitude fonctionnelle, nous en conclurons, en toute vérité, que l'adaptation morphologique est fort illusoire. Inversement, nous constatons que, sous l'influence du système nerveux, une forme quelconque s'allie avec des comportements différents, voire opposés. Ne devons-nous pas déduire de ces deux faits que le comportement n'est pas plus adaptatif que ne l'est la forme ? Au même titre, tous deux ne sont-ils pas quelconques quant à la manière de vivre ? Sans doute, le comportement nous paraît-il parfois précis et bien ajusté ; mais parfois aussi, il nous paraît tout juste suffisant : des organes qui devraient donner un rendement meilleur sont fonctionnellement frappés d'impuis-

sance à un degré plus ou moins accusé. En regard de l'impotence anatomique qu'illustre, notamment, l'armure buccale de bien des animaux, nous apercevons l'impotence fonctionnelle. Passer du plan morphologique au plan fonctionnel ne donne pas plus de réalité à l'ajustement prétendu des animaux aux conditions de l'environnement.

N'oublions pas, d'ailleurs, que les similitudes de formes sont extrêmement fréquentes parmi les végétaux : le contour des feuilles, leur position relative autour de la tige, le type des inflorescences, le port général, etc., rapprochent des plantes fondamentalement différentes. Telle Ombellifère, le Panicaut par exemple, prend allure de Composée ; elle n'en a pourtant ni la structure ni l'activité fonctionnelle. Or, jamais les botanistes n'ont tenté d'expliquer ces ressemblances superficielles par une adaptation aux conditions de l'habitat. Les formes les plus disparates vivent côte à côte. Sans doute n'ont-elles pas de système nerveux différencié ; mais elles n'en sont pas moins sensibles aux influences extérieures, et les réactions de chacune d'elles sont indépendantes de leur forme.

B. — *Convergence, phénomène général.*

Ainsi, l'analyse méthodique ne confirme pas la thèse morphologique ; les convergences n'ont point, avec la manière de vivre, les rapports qu'on leur attribue. Bien au contraire, l'analyse conduit à généraliser et à dire qu'il n'est probablement pas de conformation vraiment spéciale à un être vivant quelconque. Entre les êtres les plus différents existent des similitudes de l'ensemble ou des parties : la convergence est un phénomène constant et inévitable, indépendant de l'habitat et du comportement.

En réalité, la production de formes semblables est une conséquence obligée des propriétés des matières vivantes.

Ces formes — aussi bien que les modes de fonctionnement — nous paraissent innombrables et nous cédons volontiers à l'illusion de leur infinie diversité. Pourtant, entrant dans le détail, nous parvenons sans grand'peine à les compter, à les ramener à un nombre limité de types définis. Et cela n'est-il pas dans la logique des choses ? Quelle que soit la pluralité des matières vivantes, elles ont toutes des propriétés communes, et le nombre n'en est pas illimité, ni davantage celui de leurs réactions. Forcément, des réactions comparables se produisent chez des organismes différents et s'expriment par des formes qui se ressemblent d'une façon plus ou moins accusée.

L'un des exemples les plus frappants est assurément celui des dispositions relatives des éléments sensibles à la lumière. L'existence même de ces éléments est la manifestation directe de l'une des propriétés communes à tous les organismes. Tous, d'une manière ou d'une autre, réagissent à l'éclairement. Chez les animaux, les éléments différenciés se disposent, les uns par rapport aux autres et à l'ensemble du corps, suivant deux modes et l'on n'en conçoit pas davantage : ils sont dispersés ou groupés. Chacun de ces deux modes se rencontre chez des animaux très différents, indépendamment de la manière de vivre et des conditions de l'éclairement. Le mode dispersé caractérise aussi bien des Cœlentérés que des Vers à structure compliquée et à manières de vivre souvent très opposées. Les éléments groupés se présentent sous deux aspects, soit juxtaposés en une seule assise et formant une membrane, la rétine, disposée en cupule, soit réunis en nombre restreint — 4 à 6 environ — autour d'un axe et formant de petits amas. Ce dernier aspect est celui des Crustacés et des Insectes. Ces deux groupes d'Arthropodes dérivent, suivant toute vraisemblance, de la même souche et, chez eux, la convergence met précisément en relief la similitude fondamentale de l'état constitutionnel.

La disposition en cupule n'a pas la même unité. Chez les Vertébrés, l'extrémité libre des cellules rétiniennes regarde vers l'intérieur du corps, tandis que l'extrémité en rapport avec le nerf optique regarde vers l'extérieur ; dans ces conditions, le nerf traverse la rétine. La parenté proche de tous les Vertébrés explique aisément cette ressemblance. Mais une orientation exactement comparable existe aussi chez certains Mollusques lamellibranches, notamment le Pecten. Il ne s'agit pas ici de parenté proche, ni de conditions de vie comparables ; la convergence n'en exprime que mieux cette étroite limitation des possibilités de groupement et d'orientation des éléments rétiniens. Sans doute ces yeux à « rétine inversée » diffèrent-ils par quelques particularités secondaires ; le fait général demeure.

De même en est-il de la disposition où l'extrémité libre des cellules regarde vers l'extérieur. Cette disposition existe en particulier chez les Mollusques céphalopodes et chez les Annélides. Les détails structuraux sont assurément plus complexes chez les premiers que chez les seconds ; mais leur rétine appartient au même type, que n'explique aucune nécessité des conditions d'existence. Ces ressemblances entre les modes de groupement des éléments visuels chez des animaux si différents sont d'indiscutables convergences.

Les exemples pourraient être aisément multipliés. Il suffirait de prendre les organes les uns après les autres, chez les végétaux et chez les animaux. C'est ainsi que l'extrême réduction de l'appendice caudal se produit chez divers Mammifères qui n'ont entre eux aucun lien génétique direct. Elle est « normale » chez plusieurs d'entre eux : Hamster, Cobaye, Léporidés parmi les Rongeurs, Chamois, Cerf, etc., parmi les Ruminants, Ours, Blaireau, Anthropoïdes et l'Homme. Chez plusieurs autres, les Souris et les Chiens notamment, elle est une variation actuelle. Or, d'évidence, les variations de cet organe portent avant tout sur le nombre des vertèbres

qui le composent. Ce nombre diminue parfois ; mais aussi il s'accroît, et l'on en connaît des cas : réduction ou augmentation ne correspondent jamais à la manière de vivre.

Constamment on se trouve ainsi en présence de processus anatomiques comparables qui se ramènent à une sorte d'alternative et créent des ressemblances souvent très frappantes. Cependant, les naturalistes n'insistent guère à leur sujet. S'ils soulignent, en passant, certains rapprochements, ils ne les tiennent pas pour des convergences. Or, sans nul doute, il s'agit du même phénomène général, de la parenté physico-chimique, proche ou lointaine, d'où provient le nombre limité des formes possibles. A cet égard, la distinction courante entre l'homologie et l'analogie désigne simplement le degré de parenté. Les différences qui séparent les états constitutionnels — les différences de métabolisme — apparaissent dans les dissemblances. Quant aux ressemblances, elles n'ont, à aucun titre, la signification d'adaptation morphologique. Pour toutes il s'agit de types généraux, en nombre limité.

7. — *L'argument finaliste.*

Toutefois, un argument subsiste, qui embrasse l'ensemble même de la conception des formes adaptatives : l'argument finaliste.

Son plus fidèle défenseur, L. Cuénot, l'appuie sur les coaptations. Le « bouton-pression », notamment, lui donne l'occasion d'un raisonnement spécieux, et qu'il suppose décisif. Comparant le dispositif qui fixe les élytres des Notonectes sur le thorax au minuscule outil qu'est le bouton-pression, L. Cuénot écrit : « Etant donné deux objets semblables dont l'un est sûrement le résultat d'une invention et d'une intention, l'autre ne peut être l'œuvre du pur hasard. Il nous faut donc imaginer, à

l'intérieur du patrimoine héréditaire, une propriété d'invention qui montre le mécanisme producteur de l'outil ».

La question est mal posée. Peut-être l'est-elle habilement. Le mot « hasard » évoque, communément, quelque chose d'indéterminé et rend mystérieuses certaines rencontres. Le mot « probabilité » évoque, plus exactement, un déterminisme à variables multiples et tel que des circonstances différentes aboutissent à des résultats analogues. Il évite, surtout, d'introduire l'hypothèse vague d'une « propriété d'invention » qui tombe devant les faits, d'une « invention répondant à un besoin organique plus ou moins réel et qui s'est développée dans le but exprès de satisfaire celui-ci ». Et, en effet, le « besoin organique » paraît imaginaire. Le « bouton-pression », si curieux soit-il, ne répond à aucun « besoin organique », il n'est pas plus utile aux Hémiptères aquatiques que les hamules aux Hyménoptères, que la vessie gazeuse aux Poissons ; il se range dans la série des complications inutiles qui traduisent une dépense d'énergie en pure perte. De sorte que l'invention qui vise un but est purement humaine ; un dispositif naturel ne répondant à aucun besoin, ne saurait viser aucun but ni, par suite, dépendre d'une intention : une intention sans but est dénuée de sens (1).

Du reste, point n'est besoin de savoir si le « hasard » joue ou ne joue pas. Les processus du développement sont d'une extrême complexité ; ils aboutissent à des résultats très divers, et c'est vouloir forcer les faits que de conclure à un but au lieu de s'attacher à l'analyse du déterminisme exact de ces processus. Que l'analyse se heurte à de nombreux et solides obstacles, nous n'en sommes que trop certains. Mais remplacer l'analyse par une comparaison, qui a toute la valeur d'un sophisme, c'est se leurrer de mots, c'est paralyser la recherche.

Et tel est bien l'effet négatif de la « méthode » finaliste.

(1) Voir la note, p. 249.

Souvent elle prétend se dresser contre la méthode scientifique, qui serait celle des « mécanistes ». Ceux-ci, au dire de Cuénot, « cherchent à minimiser les faits de finalité, évidemment pour diminuer les difficultés d'explication ». Et il ajoute que le finalisme aide à la recherche : il serait, selon lui, un principe de découverte, parce que l'on a cru que toute partie d'un organisme devait remplir une fonction.

Telle est la prétention. Elle est à l'opposé de la réalité. Pour la réduire, une simple remarque suffirait : il n'y a pas de « faits de finalité » ; il y a des interprétations finalistes. Et de ces interprétations, nul ne cherche à diminuer la valeur, qui est fictive. En revanche, on montre que ces interprétations exigent des hypothèses arbitraires ; entre toutes, la « propriété d'invention » met en particulière évidence leur complète inconsistance. Jeu d'esprit peut-être, et combien futile, la finalité possède et conserve tout le mérite de « diminuer les difficultés d'explication » ; car, par elle, rien ne s'explique, tout s'évanouit dans le vide de l'illusion.

Quiconque, au contraire, pratique obstinément la méthode scientifique cherche les explications dans la découverte et l'analyse des faits, des faits véritables. Il n'ignore rien de la difficulté de la besogne ; et s'il néglige la finalité, c'est justement parce qu'il trouve ses explications trop simples, voire puériles, en regard de la complexité des phénomènes.

Cette complexité même est le constant aiguillon qui pousse à la recherche. Aux prises avec les faits, la méthode expérimentale ne suggère pas que toute partie d'un organisme doit remplir une fonction ; elle pose d'abord la question de savoir ce que signifient les organes, s'ils fonctionnent et comment ils fonctionnent, quel est le résultat de leur fonctionnement. Aucun physiologiste n'a jamais admis, par définition, que tout organe remplissait une fonction ; et parfois il a trouvé des organes inutiles. La question « à quoi cela peut-il servir ? »

renferme un doute, le doute fécond. Claude Bernard, pour prendre le plus grand d'entre nous, a multiplié les découvertes sans s'être jamais posé d'autre question ; et il ne pouvait s'en poser d'autres. Nulle pensée finaliste ne l'a jamais inspiré ; elle n'a jamais poussé ni lui ni d'autres à expérimenter.

D'ailleurs, les faits eux-mêmes ne démentent-ils pas l'interprétation finaliste ? Tous ceux dont l'exposé précède, bien d'autres encore, en sont la négation ; et, sans doute, les yeux hypertrophiés des Ephémères, les yeux cavitaires de certains Crustacés décapodes les résument-ils tous, tant ils sont expressifs. Les premiers se développent, prennent une grande extension, et tout aussitôt des produits de dégénérescence s'accumulent entre la rétinule, fort réduite, et les cônes-cristallins : ces yeux énormes dégénèrent à peine formés et ne fonctionnent pas ; de toutes façons, ils seraient inutiles, puisque les yeux latéraux suffisent. Les seconds, eux aussi, se développent ; mais à peine développés, une partie de leur contenu disparaît, laissant une poche pleine de granulations inertes, créant une zone aveugle qui occupe souvent une grande partie de l'œil et ne laisse à l'animal qu'une vision très diminuée. Dans l'un et l'autre cas, tout le travail dépensé par le développement n'aboutit à aucun effet utile ; il n'est que de l'énergie perdue. L'invention, si invention il y a, paraît au moins singulière à tout esprit que n'obsède pas l'idée de but à atteindre.

Il n'en fallait pas tant pour montrer sous son vrai jour l'idée finaliste. Un ingénieux humoriste, spécialiste de l'anatomie humaine, a récemment consacré 150 pages d'un grand format pour dresser contre la finalité un dur réquisitoire. Sous couleur de la défendre, il imagine d'exposer, sur le ton d'une apparente conviction, les « raisons d'être » d'une série de dispositions anatomiques. Il les expose de telle manière que, tout en tournant les pages, le lecteur en sente l'extrême faiblesse, autant dire l'absurdité. C'est ainsi que la fissuration ou la lobation

de certains organes serait en rapport avec les mouvements ou les déplacements qu'ils sont appelés à subir : incontinent, cette « explication » fait ressortir que le foie, superficiellement lobé à sa face inférieure, n'a aucune souplesse spéciale, qu'il est une pièce d'un seul tenant, aussi bien que le rein ; — que le poumon, évidemment lobé, est aussi d'un seul tenant, les lobes étant solidaires les uns des autres. On pense au cerveau, lui aussi lobé, fissuré — et cependant si peu mobile. L'interprétation « finaliste » du cœur, consistant à dire que la disposition en 3 ou 4 cavités est l'apanage des Vertébrés à respiration pulmonaire, oriente le lecteur vers le côté fâcheux de cette complication anatomique et fonctionnelle : le cœur des Poissons, relativement simple, assure la circulation régulière et dans de bonnes conditions d'un sang artériel sans mélange ; le cœur des Batraciens et des Reptiles donne une circulation défectueuse, en dépit de toutes les « explications » ; et le cœur des Oiseaux, comme celui des Mammifères, offre le spectacle d'une complication majeure, qui aboutit au résultat même que produit le cœur des Poissons, mais par le détour d'un luxe anatomique qui donne prise à toutes les déficiences : aucune d'elles ne s'efface devant les « explications » finalistes.

Pourtant, l'ultime défense reste, souvent présentée, et que l'on estime décisive. Elle aussi vise le rôle supposé du « hasard ». L'être vivant, dit-on, nous apparaît comme un mécanisme aux mille rouages, si merveilleusement agencés que chaque partie fonctionne en parfaite harmonie avec toutes les autres ; toutes convergent, et concourent à donner le même résultat. Par elle-même, chacune de ces parties est un outil, fait d'une série de détails exactement adaptés les uns aux autres ; l'œil, notamment, serait un pur chef-d'œuvre. Dès lors, conclut-on, comment admettre qu'une organisation si parfaite et si précise, soit l'œuvre du « hasard » ?

La conclusion s'appuie sur une comparaison qui paraît sans réplique. Mélangeons dans un sac, et en très grand nombre, des lettres de l'alphabet ; projetons-les en l'air de façon qu'elles s'éparpillent sur le sol et s'y assemblent au « hasard » de la chute : les chances que ces lettres ainsi assemblées reconstituent un poème d'Homère ou une tragédie de Shakespeare sont infiniment faibles, pratiquement nulles. Ou bien, dit un autre, asseyons un singe devant le clavier d'une machine à écrire et laissons-le taper à sa guise ; arrivera-t-il jamais à combiner une fable de La Fontaine ? L'agencement des organismes vivants présente, au moins, les mêmes difficultés de combinaison ; il faut donc qu'il soit une œuvre intelligemment conçue, et réalisée suivant un plan préétabli.

La défense vaudrait si la comparaison était valable. Comment le serait-elle ? L'organisme vivant n'est pas, à la manière d'un texte écrit, un assemblage de pièces détachées, une machine faite de morceaux indépendants et fabriqués séparément les uns pour les autres. La matière vivante est un complexe d'éléments divers, liés par une interaction permanente. L'ensemble possède des propriétés, caractéristiques et fondamentales, qui se manifestent de façons très variées. On constate leur existence chez les organismes anatomiquement les plus simples : ils sont sensibles, ils se meuvent, ils captent les éléments du milieu, ils les transforment, que l'on aperçoive ou non une séparation, une différenciation, correspondant à ces propriétés.

Chez les organismes anatomiquement compliqués, les parties ne se déterminent pas les unes les autres de façon à fonctionner de concert. Elles naissent en conséquence d'un état constitutionnel donné, des échanges et des interactions multiples qui interfèrent de toutes les manières et auxquelles elles participent, aussitôt nées. Quand existent entre elles des corrélations, celles-ci procèdent de la série des influences physico-chimiques qui s'exercent et ne préjugent pas du résultat fonctionnel.

La place que chaque partie occupe, les rapports qu'elle contracte dépendent du moment où elle apparaît. En définitive, l'agencement s'établit de manière vraiment quelconque. Cet agencement, d'ailleurs, n'est pas toujours comparable d'un groupe à l'autre ; plusieurs modalités sont compatibles avec l'existence, et l'on observe, à cet égard, des différences fort importantes.

Encore faut-il ajouter que nous ne tenons compte que des cas heureux, de ceux où l'agencement « réussit ». Or, nous ne devons pas négliger tous les cas où l'agencement ne réussit pas et dont l'embryologie expérimentale fournit de nombreux exemples. D'ailleurs, dès que nous entrons dans le détail des cas heureux nous éprouvons bien des surprises devant la série des imperfections, tels, par exemple, les organes prétendûment « spécialisés » ; tels aussi les organes sans emploi, surajoutés si l'on peut dire, mais qui n'en font pas moins partie d'un ensemble, comme s'ils jouaient un rôle bien déterminé et d'importance vitale. Ces imperfections, et tant d'autres encore, ne soulignent-elles pas l'imperfection majeure de tout organisme, ce travail considérable, d'un rendement médiocre et qui se solde par une perte fort importante d'énergie, par la fatigue et le vieillissement ?

Ainsi tombe l'objection du « hasard », quelle que soit la forme sous laquelle elle se présente.

Tout nous mène donc à constater que l'introduction de la finalité en biologie n'apporte vraiment que faiblesse. Aucune explication ne saurait se réduire à imaginer une « propriété d'invention » connaissant un but et le visant. Se borner à pareil expédient revient à supprimer toute explication et à dire : les choses sont ainsi parce qu'il faut qu'elles soient. Cette attitude d'inertie est une marque d'impuissance. Au vrai, l'idée finaliste encombre la pensée scientifique d'interprétations lourdement fantaisistes. Sa condamnation se trouve dans les « explications » de Bernardin de Saint-Pierre. Parvenues aux

limites de la puérilité, elles sont l'aboutissement logique et fatal d'une méthode qui consiste à chercher, dans la somnolence d'une rêverie, les « intentions » d'une mystérieuse « propriété d'invention ». Sur les résultats on juge la méthode (1).

(1) Dans un récent volume, CUÉNOT donne le coup de grâce à la finalité, qu'il prétend défendre. Le raisonnement que voici résume exactement l'ensemble.

La démonstration expérimentale de l'inutilité — ou du peu d'utilité — d'un organe prouve bien que l'organe en question n'a pas l'utilité « immédiate » qu'on lui attribue « trop facilement », mais il n'en a pas moins « un rôle important » dans certaines circonstances ; il faut avoir trop dans les périodes normales pour avoir assez dans les moments difficiles.

Sur ce « rôle important » n'existe, bien entendu, aucune donnée. Il est affirmé en vertu même de la finalité supposée. La méthode consiste, justement, à partir de la finalité, admise à titre de postulat, pour revenir vers ce postulat et le démontrer par lui-même. La finalité tout entière, et sa condamnation, résident dans ce mode de raisonnement (L. CUÉNOT, *Invention et finalité en Biologie*, p. 237).

CHAPITRE VIII

VUE D'ENSEMBLE

Ecartons-la. Nous possédons maintenant, acquis de tout autre manière, un ensemble de faits et de notions qui donnent, du monde vivant et de son évolution, une conception cohérente.

Devant nous se répandent plantes et animaux aux formes et aux comportements divers, répartis dans des habitats et soumis à des manières de vivre infiniment variés. Entre ces formes et ces comportements d'une part, ces habitats et ces manières de vivre de l'autre, apercevons-nous une correspondance qui oblige à dire que les premiers sont exactement ajustés aux seconds ? Telle est, au premier abord, notre illusion.

Mettons-nous en garde contre les suggestions d'un regard superficiel. Au lieu d'observer des formes et d'observer des comportements sans examiner de près comment fonctionnent ces formes et quels sont leurs rapports véritables avec la manière de vivre, procédons à une étude détaillée des rapports que soutiennent forme, fonctionnement, moyens d'existence : alors surgissent des doutes ; notre attention se fixe et nous ne tardons pas à constater que de fallacieux ajustements dissimulent tout autre chose ; nous apercevons l'indépendance des formes et de leur fonctionnement vis-à-vis des conditions d'existence. Souvent même, constatons-nous une

véritable opposition entre l'apparence extérieure de l'organisme, ses habitudes et son milieu.

Ces formes évoluent. Les descendants, plusieurs d'entre eux tout au moins, diffèrent de leurs ascendants, et les différences se prolongent dans la suite d'un grand nombre de générations. Pourtant il n'apparaît pas que, de ces variations, résulte un ajustement meilleur de la forme et du fonctionnement des parties aux conditions d'existence. Parfois même, l'impression nette se dégage que telle variation, ou telle autre, accentue le défaut d'ajustement.

Dès lors se dissipe une autre illusion. Induits en erreur par l'acception que l'opinion courante donne au mot d' « évolution », nous le tenions pour exprimer l'idée de progrès. Certes, parfois parlons-nous d' « évolution régressive ». Mais, encore que cette réserve ne s'applique qu'à des cas très spéciaux, elle aussi contient l'idée de progrès : le regrès se comprend en effet, comme la mise en correspondance de l'organisme avec son milieu. L'évolution parasitaire, par exemple, souvent qualifiée de régressive, aurait justement pour conséquence un ajustement du parasite aux conditions de son existence sur l'hôte dont il se nourrit : le regrès morphologique serait, encore et toujours, une adaptation des formes, une amélioration de l'organisme en regard de la manière de vivre. Au demeurant, tout est progrès : c'est là que l'illusion réside.

Chassons-la et rendons-nous à l'évidence. Evoluer ne signifie pas progresser ; évoluer n'est pas aboutir à l'ajustement des formes à telle ou telle particularité de la façon de vivre : évoluer c'est, tout uniment, *changer*. C'est changer, non pas en fonction de l'habitat et des moyens d'existence, liés ou non à cet habitat, mais en fonction des conditions d'échanges de cet organisme avec les éléments du milieu. Un équilibre existe, équilibre métabolique tel que l'organisme continue de vivre de la seule façon possible, pour cet organisme, cer-

taines conditions étant données : dans cet équilibre, dans cette possibilité de vivre réside, si l'on veut, l'adaptation.

Mais cet équilibre métabolique n'exige pas que les échanges atteignent un certain taux, ni que ce taux conserve rigoureusement la même valeur. Un taux *suffisant* n'est pas forcément un taux élevé ; quel qu'il soit, il oscille sous l'action d'influences diverses ; tant que ce mouvement d'échanges continue, l'organisme traverse les phases de son développement, acquiert une certaine forme et un certain mode de fonctionnement : nous avons maintenant la preuve que forme et fonctionnement sont quelconques en regard de la possibilité de vivre. De celle-ci, nous savons qu'elle est inéluctablement liée aux conditions des échanges, en dehors de toute notion d'avantage, de toute correspondance mystique entre l'être et le milieu.

Parfois il arrive que l'ensemble des conditions varie de façon assez marquée et que la rupture de l'équilibre en résulte. Dès cet instant, la vie de l'organisme est compromise, et tout dépend de la manière dont il supporte la rupture. Dans le cas où s'établit un nouvel équilibre, l'organisme survit, mais il n'est plus exactement comparable à lui-même, son état constitutionnel a changé, du fait même de la modification imposée à son métabolisme. La variation n'entraîne peut-être pas une modification apparente des individus qui la subissent ; mais elle se manifeste chez leurs descendants par des dispositions morphologiques et des modes de fonctionnement nouveaux. Ni ceux-ci ni celles-là n'auront aucune relation directe avec la manière de vivre, avec les conditions mécaniques du milieu ; ils ne seront point adaptatifs, ils traduiront le nouvel équilibre métabolique.

Que seront ces formes et ces fonctionnements ? extrêmement divers, nous n'en saurions douter. Et si nous les comparons au milieu dans lequel vit l'organisme, nous serons conduits à des observations également diverses.

Parmi ces formes, quelques-unes paraîtront s'accorder avec les conditions de l'environnement. Nous savons maintenant que cet accord est dans notre esprit et non dans les choses ; nous n'ignorons plus que nous jugeons de toutes les formes, comme si toutes appartenaient à l'Homme ou étaient utilisées par lui. Sans conteste, ce processus mental conduit l'observateur mal informé à voir des corrélations là où ne se trouve qu'une interprétation anthropomorphique. Et, qu'il le veuille ou non, cet observateur en tire argument pour considérer toute conformation comme utile, peut-être nécessaire, aux manifestations vitales. Il ne voit, d'ailleurs, que des êtres qui vivent et lui paraissent vivre dans les meilleures conditions, comme si l'ensemble de leur conformation et ses particularités étaient spécialement favorables à l'existence. Ne retenant que ce qu'il connaît, il pense que tel organe est fait « pour » tel usage et tel autre « pour tel autre usage », les ailes pour voler, les nageoires pour nager, les pattes pour marcher : par cette voie détournée, il se fourvoie presque sûrement dans les candeurs de la finalité.

Or, ces conformations que l'observateur a devant lui sont celles-là seules qui ont « réussi » ; exactement, ce sont celles qui n'entraînent pour l'animal ou pour la plante aucune gêne capable de provoquer une mort précoce. Elles ne visent aucun but, elles ne répondent à aucun plan : elles sont.

A côté d'elles, il y a toutes les autres. Certaines ont survécu, mais au prix d'une impotence qui restreint dans une mesure appréciable l'activité normale, en limitant leur régime alimentaire, comme il arrive pour le Fourmilier et bien d'autres animaux, ou en les exposant à des risques mortels, comme les Rongeurs aux bulles hypertrophiées. C'est en vain que, tenu par un postulat, l'observateur s'évertue à découvrir l'utilité de pareilles conformations.

Certaines ont disparu, après avoir vécu et s'être repro-

duites pendant de longues périodes. Un moment est venu où les conditions du milieu ont cessé de convenir ; l'équilibre des échanges s'est rompu et ne s'est point rétabli. Faut-il incriminer la forme dans son ensemble ou un détail de la forme ? Mais les types divers de Trilobites, d'Ammonites, de Brachiopodes et de tant d'autres ne diffèrent pas essentiellement des représentants actuels des mêmes groupes. Ont-ils laissé des descendants ? Dans tous les cas, les formes actuelles appartiennent sûrement aux mêmes souches ; et si les particularités de leur conformation témoignent d'un métabolisme différent, elles sont vraiment quelconques quant à leurs conditions d'existence.

Certaines, encore, ont disparu à peine nées, voire à un moment précoce de leur développement, rencontrant d'insurmontables obstacles à leurs échanges. Celles-là, nous ne les voyons pas. Et parce que nous ne les voyons pas, nous pensons qu'elles n'ont pas existé, que nous ne devons pas en parler, sous peine de nous appuyer sur une hypothèse indémontrable, sur un postulat. Pourtant, elles ont existé.

Une image très évocatrice, quoique partielle, de ces phénomènes est fournie par l'expérience que représentent les feux de brousse périodiques dont H. Humbert a soigneusement étudié les effets à Madagascar (1). Le plus grand nombre des plantes périt. Quelques rares espèces résistent à l'incendie et reprennent leur végétation, mais subissent d'importantes modifications : des arbustes se transforment en plantes basses vivaces, et celles-ci en plantes herbacées annuelles. Ces variations paraissent définitives ; pour certaines d'entre elles, tout au moins, le doute n'est pas permis : des plantes devenues annuelles se reproduisent par graines, et conservent leurs caractères, dans les régions non incendiées, depuis plusieurs années, *Stenocline inuloïdes*, par exemple.

(1) Henri HUMBERT, *op. cit*

D'autres se reproduisent difficilement par graines ; elles végètent, simplement, aux confins du pire.

Sans doute la température excessive à laquelle ces plantes sont soumises, et les modifications du sol qu'elle entraîne, exercent-elles une action particulièrement violente ; ses effets n'en sont que plus nets. L'inventaire préalable des espèces permet de dresser le bilan des disparues et de dénombrer, parmi les autres, celles qui ont une vie précaire ou facile.

Ces indications sont précieuses. D'autres les complètent, en mettant sous nos yeux des êtres incapables d'un développement prolongé. Toute l'embryologie expérimentale, toute la tératologie met en évidence des « essais » qui n'aboutissent pas, connexions d'organes, modes de formation incompatibles avec un fonctionnement durable. A côté d'embryons qui continuent de vivre en dépit de modifications souvent importantes, s'étend la série de ceux pour qui les échanges nouveaux aboutissent à un métabolisme déficient, ou se traduisent par des conformations qui réduisent, suppriment même tôt ou tard, les moyens de vivre. A l'ordinaire, sujets d'étonnement et de pure curiosité, on néglige l'enseignement que ces êtres apportent. Pourtant leur importance est grande. Faut-il des exemples ? En voici deux parmi les plus démonstratifs. Un excellent observateur, Rollinat (1), décrit une Carpe privée de bouche qui, en dépit de ce grave obstacle, a pu continuer de vivre. Elle mesurait 30 cm. en longueur, dimension à peine différente de celle des Carpes du même âge ; mais elle ne pesait que 258 grammes, poids très inférieur au poids normal, 428 grammes en moyenne. Comment ce Poisson se nourrissait-il depuis son éclosion ? Evidemment par le seul orifice praticable, par les ouïes. En même temps que l'oxygène, en effet, l'eau apporte des substances dis-

(1) R. Martin et R. Rollinat, *Description et mœurs des Mammifères, Oiseaux, Reptiles, Batraciens et Poissons de la France centrale.* Paris, Lechevalier, 1914, p. 412.

soutes ; ce sont elles qui ont alimenté cette Carpe astome. Que cette alimentation réduite ait suffi, nous le constatons ; mais nous constatons aussi que l'absence de bouche ne portait pas seulement obstacle à l'alimentation ; elle gênait aussi la respiration, puisque l'eau qui entre par la bouche et baigne les branchies ressort normalement par les ouïes. Entre les deux orifices s'établit donc une circulation permanente. Cette circulation n'existait pas ici ; l'écoulement de l'eau ne pouvait se faire que d'une ouïe à l'autre, probablement sans régularité, et par une sorte de reflux dû au conflit des courants qui se rencontraient au niveau des ouïes. Ce mécanisme ne fournissait, sans doute, qu'une circulation d'eau peu active ; en revanche, il retenait probablement dans le pharynx et refoulait dans le tube digestif une certaine quantité d'eau dont le Poisson tirait bénéfice alimentaire.

Nourriture et oxygénation n'en étaient pas moins fort diminués par rapport à la ration moyenne des Carpes. Forcément, ces conditions nouvelles plaçaient l'animal dans des conditions d'échanges fort précaires. L'équilibre métabolique était tel que sa balance dépassait à peine la ration d'entretien ; la croissance était lente. En bref, le Poisson était en état de faible résistance, à la merci du moindre incident.

Or, que l'occlusion buccale se produise chez un embryon de Vertébré terrestre et que seul lui reste l'orifice nasal, la mort par inanition suivra de très près la naissance : et cette imperforation se produit aussi bien que celle de l'anus.

Par là-même nous nous rendons compte que les conditions de l'habitat atténuent ou aggravent les variations morphologiques que déterminent diverses influences au cours du développement ou qui résultent de la fécondation. C'est ainsi que des Mammifères aquatiques privés d'appendices locomoteurs peuvent survivre, tandis que les Mammifères terrestres modifiés de ma-

nière analogue sont voués à une mort certaine : obstacle relatif d'un côté, obstacle insurmontable de l'autre.

Quant à l'autre exemple, nous le devons aux recherches averties de L. Mercier et R. Poisson (1). Elles portent sur des Poules à becs croisés. Cette variation — héréditaire — ne paraît pas exceptionnelle ; elle intéresse l'une ou l'autre des deux mandibules, déviée à droite ou à gauche. La déviation de la mandibule supérieure, normale chez les *Loxia* (Bec-croisé), n'empêche pas l'Oiseau de picoter ; mais elle ne lui procure aucun avantage, elle le gêne plutôt. La seconde disposition (Fig. 50) est beaucoup plus grave. Les individus qui en sont atteints ne vivent que peu de temps, si l'on ne leur procure le moyen de manger. Ils picotent néanmoins et réussissent même à ramasser des grains sur le sol : ils saisissent les aliments en s'aidant de la langue ; et celle-ci subit, par l'usage, une certaine modification : sa pointe s'infléchit vers le haut et acquiert, 2 mois environ après l'éclosion, la forme d'un crochet (Fig. 51). Sa région cornée s'étend en surface, la courbure s'accentue, puis se ferme. Finalement le crochet se casse et la longueur de la langue s'en trouve réduite. Dès ce moment, l'Oiseau ne peut plus rien saisir et ne tarde pas à mourir de faim.

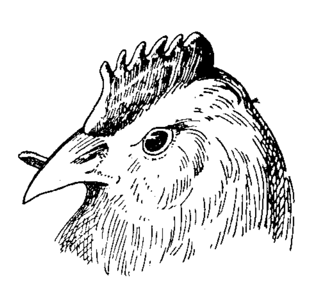


FIG. 50. — Poule à bec croisé par déviation de la mandibule inférieure (d'après Mercier et Poisson).

De toutes façons, ces conformations, et bien d'autres analogues, montrent des organismes incapables de

(1) L. MERCIER et R. POISSON, Adaptation de la langue chez les Poules à becs croisés. *Bull. Biol.*, 1927.

vivre ou qui survivent dans des conditions si médiocres que peu de chose suffit pour les rendre mauvaises. Rien ne compense leur déficit et, souvent, c'est leur conformation même qui fait obstacle : ils vivent en danger permanent et immédiat, toujours aux confins du pire. D'autres périssent, qui nous paraissent peu différents. Ceux-là ont atteint le pire. Et seul le pire disparaît.

Les organismes varient ainsi, dans tous les sens et de toutes les manières. Non point par des ajustements sans

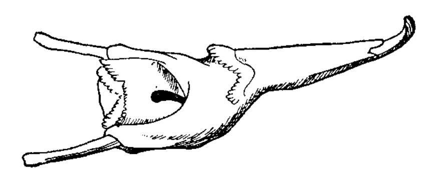


FIG. 51. — **Déformation de la langue d'une poule à bec croisé (d'après Mercier et Poisson).**

cesse améliorés des formes et du fonctionnement aux conditions de l'existence, mais par l'effet d'influences multiples qui touchent, avant tout, au métabolisme, et déterminent les formes les plus diverses. A ne voir que celles qui persistent, leur diversité surprend ; elle surprend d'autant plus qu'elles se rencontrent dans le même milieu. Mais il faut aussi tenir compte des formes qui disparaissent ; du point de vue général, leur importance est grande, car elles contribuent à faire ressortir le gaspillage énergétique considérable qu'implique l'évolution des êtres vivants.

Et les esprits s'émerveillent ; ils admirent que bêtes et plantes puissent vivre avec des moyens différents et sans difficultés appréciables. Nul ne se demande ce que signifie, au fond, cette diversité. Ne concevrait-on pas l'uniformité ? Est-il indispensable que chacun vive aux dépens d'autrui ? et puisque les plantes tirent leurs

aliments du sol, où est la nécessité de procéder autrement. Diversité absurde, produit de la multiplicité initiale des matières vivantes, aggravée par leurs variations.

Dès lors, dira-t-on, l'apparente harmonie du monde vivant dissimulerait-elle un véritable chaos ?

Le monde n'est ni chaos ni harmonie véritables. Il est en équilibre instable constamment rompu et, bien ou mal, constamment rétabli ; équilibre mouvant lié à un jeu complexe de facteurs nombreux qui modifie sans cesse le métabolisme, sans la moindre direction. Des êtres issus de ces variations du métabolisme, les uns persistent, les autres disparaissent. Les premiers n'approchent guère de la perfection ; ce sont tous ceux qui, bien ou mal, souvent plutôt mal que bien, sont capables de vivre. Les seconds sont le pur déchet, ceux qui n'ont pas, ou n'ont plus, la possibilité de faire avec le milieu, des échanges suffisants.

Parlerons-nous, alors, de sélection ? Sélection si l'on veut, mais qui n'a rien de commun avec celle que Darwin concevait et qui est imaginaire. Le tri ne conserve pas des « avantages » supposés ou des conformations « indifférentes » qui, sans doute, pourraient être le point de départ d'un « avantage ». Le processus réel est tout autre. Ce qui persiste c'est tout ce qui ne *nuit* pas irrémédiablement aux échanges, tout ce qui laisse à l'organisme une possibilité de vivre, ne serait-ce que de façon très précaire, et telle que la plus légère modification des échanges risque d'entraîner la mort. Comprenons-nous bien : ne pas nuire ne signifie pas indifférence, moins encore « avantage » ; ne pas nuire, c'est souvent ne laisser à l'organisme qu'un équilibre d'échanges toujours voisin d'un déséquilibre fatal ; ne pas nuire, c'est, en d'autres termes, placer l'organisme aussi bien dans des conditions favorables que dans des conditions qui confinent au pire, dans une gêne continue et sous la menace

persistante d'un grave danger. Je l'ai montré, voici vingt ans et bien des naturalistes ont reconnu sa réalité (1) : le processus qui intervient est un déblaiement et n'est que cela, la suppression du pire.

(1) Notamment Cuénot, *L'invention en biologie.*

TABLE DES MATIÈRES

411. — Imprimerie Jouve et Cie, 15, rue Racine, Paris. — 4-42

BIBLIOTHÈQUE DE PHILOSOPHIE SCIENTIFIQUE

dirigée par Paul GAULTIER, de l'Institut

NOËL BERNARD, M. BLANCHARD, GEORGES DUHAMEL, LEGROUX, LEMIERRE.

Les Initiateurs français en pathologie infectieuse : PASTEUR - ROUX - NICOLLE - WIDAL - CALMETTE - LAVERAN. Préface de PASTEUR VALLERY-RADOT, de l'Académie de Médecine.

LÉON BERTRAND, professeur à la Sorbonne et à l'Ecole Centrale.

Les Grandes Régions géologiques du sol français. Illustré.

MAURICE BLONDEL, professeur hon^{re} à l'Université d'Aix-Marseille, correspondant de l'Institut.

Lutte pour la civilisation et philosophie de la paix.

G. BOULIGAND, CH. BRUNOLD, A. GRUMBACH, M. MORAND, P. SERGESCU, M. TABOURY, A. TURPAIN.

L'Evolution des sciences physiques et mathématiques.

A. BOUTARIC, professeur à la Faculté des Sciences de Dijon.

Les Conceptions actuelles de la physique.

LOUIS DE BROGLIE, de l'Institut, professeur à la Faculté des Sciences, lauréat du Prix Nobel.

La Physique nouvelle et les Quanta.

MAURICE DE BROGLIE, de l'Académie française et de l'Académie des Sciences.

Atomes, radioactivité et transmutations. Illustré.

MAURICE CAULLERY, membre de l'Institut, professeur à la Sorbonne.

Les Conceptions modernes de l'hérédité. Illustré.

Les Progrès récents de l'embryologie expérimentale. Illustré.

JACQUES CHEVALIER, doyen de la Faculté des Lettres de Grenoble, correspondant de l'Institut.

La Vie morale et l'au-delà.

L. CUÉNOT, de l'Institut.

Invention et finalité en biologie. Illustré.

Docteur MAURICE DIDE, directeur médecin des asiles publics d'aliénés, docteur ès lettres.

L'Hystérie et l'évolution humaine.

L. DUMONT-WILDEN, membre de l'Académie Royale de langues et littérature française de Belgique. Membre correspondant de l'Institut de France.

L'Evolution de l'esprit européen.

CHARLES FABRY, membre de l'Académie des Sciences.

Physique et astrophysique.

PHILIPP FRANK, professeur à l'Université de Prague.

Le Principe de causalité et ses limites, traduction de J. du Plessis de Grenédan.

PAUL GAULTIER, de l'Institut.

L'Ame française.

ARMAND DE GRAMONT, de l'Académie des Sciences.

Problèmes de la vision. Illustré.

PAUL GUILLAUME, chargé de cours à la Faculté des Lettres de Paris.

La Psychologie de la Forme. Illustré.

JOHAN HJORT, professeur à l'Université d'Oslo.

La Crise de la vérité, traduction du colonel Cros, ancien élève de l'Ecole Polytechnique.

L.-O. HOWARD, ancien chef du bureau d'Entomologie des Etats-Unis.

La Menace des insectes, traduction de L. Berland, sous-directeur du Laboratoire d'Entomologie du Muséum de Paris. Préface de E.-L. Bouvier, de l'Institut.

Docteur PIERRE JANET, membre de l'Institut,
professeur au Collège de France.

Les Débuts de l'intelligence. Illustré.
L'Intelligence avant le langage.

ANDRÉ JOUSSAIN, agrégé de philosophie, docteur ès lettres.

Psychologie des masses.

LECOMTE DU NOUY

L'Homme devant la science.

JULES LEGRAS, professeur à la Sorbonne.

L'Ame russe.

HENRI LICHTENBERGER, professeur à la Sorbonne.

L'Allemagne nouvelle.

Docteur HENRI MARTIAL, chargé de cours d'immigration
à la Faculté de Médecine de Paris.

Les Métis.

GÉNÉRAL MAURIN.

L'Armée moderne.

PASTEUR VALLERY-RADOT, professeur agrégé
à la Faculté de Médecine de Paris, médecin des hôpitaux,
membre de l'Académie de Médecine.

Les Grands Problèmes de la médecine contemporaine, fondateurs et doctrines. Préface de Maurice Paléologue, de l'Académie Française, ambassadeur de France.

MAX PLANCK.

Initiations à la physique. Traduction de J. du Plessis de Grenédan.

PAUL PORTIER, membre de l'Institut et de l'Académie de Médecine.

Physiologie des animaux marins. Illustré.

HANS REICHENBACH.

Atome et Cosmos, traduction de MAURICE LECAT. Illustré.

LOUIS REYNAUD, professeur honoraire à la Faculté des Lettres de Lyon.

L'Ame allemande.

La Démocratie en France.

Docteur HENRI ROGER, de l'Académie de Médecine.

Physiologie de l'instinct et de l'intelligence. Illustré.

J. ROUCH.

La Mer.

LOUIS ROULE, professeur au Muséum d'Histoire Naturelle.

Biologie des poissons.

COMTE SFORZA.

L'Ame italienne.

ACHILLE URBAIN, professeur au Muséum d'Histoire Naturelle, Directeur de la Ménagerie du Jardin des Plantes et du Parc Zoologique du Bois de Vincennes.

Psychologie des animaux sauvages. Instinct, intelligence. Illustré.

PAUL VALÉRY, GEORGES LECOMTE, PAUL GAULTIER, ÉMILE BOREL, CHARLES FABRY, MAURICE CAULLERY, GUSTAVE ROUSSY, LOUIS HOURTICQ, GUSTAVE SAMAZEUILH, Mgr JEAN CALVET

La France et la civilisation contemporaine.
